УДК 581.3.662

© О. П. Камелина

РАЗВИТИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР В РОДЕ *HABLITZIA* (*CHENOPODIACEAE*)

O. P. KAMELINA. DEVELOPMENT OF EMBRYONIC STRUCTURES OF *HABLITZIA (CHENOPODIACEAE)*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.05.2001

Прослежены процессы развития пыльника, семязачатка и семени у *Hablitzia tamnoides*. Определены основные эмбриологические признаки: формирование 4-слойной стенки гнезда пыльника происходит по центростремительному (однодольному) типу; тапетум клеточный без реорганизации, с орбикулами; тетрады микроспор формируются симультанно; зрелые пыльцевые зерна — 3-клеточные. Семязачаток анакампилотропный, с двумя 2-слойными интегументами, крассинуцеллятный. Археспорий одноклеточный, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу; эндоспермогенез нуклеарного типа, эмбриогенез — Chenopodiad-типа. В центре зрелого семени присутствует массивный перисперм, зародыш дифференцированный, кольцевой. Семенная кожура экзотестально-эндотегминальная. По эмбриологическим признакам род *Hablitzia* полностью вписывается в спектр признаков сем. *Chenopodiaceae*.
Ключевые слова: эмбриональные структуры, перисперм, *Hablitzia*.

Монотипный кавказский род *Hablitzia*, впервые описанный Ф. М. Биберштейном в 1817 г. в честь К. Л. Габлица (1757—1821), спутника С. Г. Гмелина в его путешествиях по южной России и Ирану (Ильин, 1936), ранее эмбриологически не изучался. В сем. *Chenopodiaceae* этот род в основном по жизненной форме, экологическим и ценотическим особенностям занимает обособленное положение, представляя отдельную трибу *Hablitzieae* (Ильин, 1936; Тахтаджян, 1987), и включает только один вид *H. tamnoides* M. Bieb.

Крупное сем. *Chenopodiaceae*, в состав которого входит 110 родов и 1600 видов (Takhtajan, 1997), широко распространенных в субтропических и умеренных областях, главным образом в засоленных местообитаниях, не может считаться достаточно полно изученным, поскольку его эмбриологическая характеристика составлена по данным эмбриологического исследования только 18 родов и 35 видов (Копычева, Кадырова, 1983).

Приведенные в настоящей статье данные по эмбриологии *H. tamnoides* могут дополнить как эмбриологическую характеристику сем. *Chenopodiaceae*, так и число родов этого семейства, исследованных эмбриологически.

Материал и методика

Hablitzia tamnoides — габлиция тамусовидная — многолетнее лазающее травянистое растение с толстым мясистым корнем и бороздчатыми голыми ветвистыми стеблями до 2 м дл. Листья очередные, длинночерешковые, глубокосердцевидные и широкие в основании, вытянуто-заостренные кверху, верхние — часто яйцевидно-ланцетные, все почти голые, только по жилкам опушенные короткими опадающими волосками, тонкие, цельнокрайные, до 20 см дл. и 10 см шир. Соцветия длинные, метельчатые, многоцветковые. Цветки обоеполые, мелкие, сидят поодиночке на

ножках с 1—2 прицветничками. Околоцветник простой, зеленоватый, с звездчато-распростертыми, остающимися при плодах 5 (иногда 6) нетвердеюшими лепестками до 3 мм дл. Тычинок 5 (6), по числу долей околоцветника, с небольшими овальными пыльниками и нитями, спаянными у основания в кольцо, короче лепестков. Завязь верхняя, с 2—3 короткими шиловидными рыльцами на коротком столбике. Плод чечевицеобразный, сверху сжатый, открывающийся по кольцевой трещинке крышечкой. Семена черные блестящие, гладкие, округлые, 1.2—1.5 мм в диам.

Растение приурочено к влажным местообитаниям, встречается по приречным зарослям кустарников и редколесий, в затененных местах скал и ущелий, в тенистых буковых лесах Кавказа.

H. tamnoides — представитель бореально-голарктической, в частности кавказской, флоры (Тахтаджян, Федоров, 1972).

Материал для исследования собран А. Нерсесян в ущелье р. Раздан (Армения) в мае—июне 1991 г. и любезно предоставлен нам для исследования А. Л. Тахтаджяном. Бутоны разной величины, цветки и завязи фиксировали в смеси FAA, обработку материала проводили по общепринятой методике. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской (Камелина и др., 1992). Зрелые семена получены из гербарного материала по сборам Ю. Л. Меницкого и Т. Н. Поповой в Кабардино-Балкарии в 2000 г. Рисунки и микрофотографии выполняли на микроскопах фирмы Цейсс.

Результаты исследования

Пыльник 4-гнездный, симметричный, гнезда попарно объединены в 2 теки, перегородка между гнездами в теках тонкая, разрушается перед самым вскрытием пыльника. Связник немассивный, в центре его проходит проводящий пучок. В зрелом пыльнике в связнике отмечены воздушные полости. Пыльники вскрываются продольной щелью, интрорзно, при этом стенки тек не разворачиваются (рис. 1; 2, *9*).

Развитие пыльника прослежено с самых ранних стадий до зрелости, т. е. в соответствии с периодами: премейотическим, мейотическим и постмейотическим.

Формирование стенки гнезда пыльника происходит в премейотический период по центростремительному типу (типу однодольных): в меристематическом бугорке, примордии пыльника, выделяются 2—4 клетки археспория, которые делятся периклинально на первичный париетальный и спорогенный слои (рис. 2, *1, 2*). Клетки первичного париетального слоя делятся периклинально, образуется эндотеций и вторичный париетальный слой (рис. 2, *4*). В эндотеции проходят антиклинальные деления, увеличивающие число клеток в слое, а клетки вторичного париетального слоя делятся периклинально, в результате чего образуются тапетум и средний слой, чем и завершается формирование стенки гнезда пыльника (рис. 2, *5*). Сформированная стенка гнезда пыльника состоит из 4 слоев: эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума.

Тапетум — слой, сестринский среднему слою в стенке гнезда пыльника и производное активной меристемы со стороны связника, прилегающей непосредственно к спорогенным клеткам. Гетерогенность тапетума хорошо определяется на ранних стадиях развития пыльника. Уже на стадии начала формирования стенки гнезда пыльника дифференцируются клетки внутренней части тапетума (рис. 2, *1*), а к моменту завершения формирования стенки и спорогенной ткани внутренний слой тапетума представлен крупными вакуолизированными клетками, которые заметно отличаются от только что образовавшихся клеток тапетума в стенке (рис. 2, *5*). Только на этой стадии видна морфологическая разнородность тапетума, которая в дальнейшем исчезает, и в мейотический и постмейотический периоды развития пыльника тапетум выглядит морфологически однородным. Клетки его становятся 2—4-ядерными. Пектоцеллюлозная оболочка замещается спорополлениновой, на которой формируются орбикулы (рис. 2, *8*). Тапетум лизирует постепенно, и в зрелом пыльнике сохраняется только пленка с орбикулами (рис. 2, *10*). Тапетум у

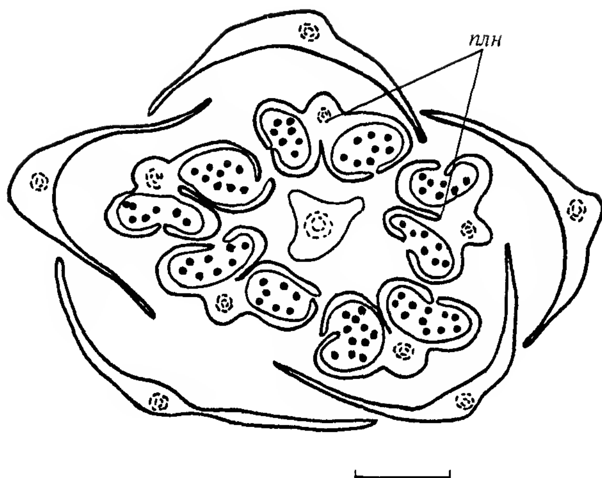


Рис. 1. Схема крупного бутона *Hablitzia tamnoides*.

Поперечный срез на уровне пыльников; *плн* — пыльник. Масштабная линейка: 0.2 мм.

H. tamnoides относится к клеточному (секреторному) типу без реорганизации (Камелина, 1980, 1994).

Средний слой — один, производное вторичного париетального слоя, чрезвычайно эфемерный: лизирует в мейотический период, и к моменту разобщения микроспор из тетрад уже не наблюдается (рис. 2, *5, 8*).

Эндотеций — производное первичного париетального слоя. На ранних стадиях представлен некрупными удлиненными клетками, в которых накапливаются зерна крахмала (рис. 2, *5, 8*). Со стадии первого митоза и образования генеративной клетки в пыльцевом зерне в увеличенных клетках эндотеция формируются фиброзные утолщения оболочек. В зрелом пыльнике эндотеций сохраняется, фиброзные утолщения отмечены только в стенке пыльника (рис. 2, *9, 10*).

Эпидермис — окружает весь пыльник, в стенке гнезда на ранних стадиях клетки меристематичны, с тонкой кутикулой на наружной оболочке. Деления в клетках эпидермиса проходят только в антиклинальном направлении (рис. 2, *1, 4, 5*). В зрелом пыльнике эпидермис сохраняется отдельными сплющенными и отдельными более крупными клетками (рис. 2, *10*).

Стенка зрелого пыльника, таким образом, представлена эпидермисом и фиброзным эндотецием.

Микроспорогенез, пыльцевое зерно. Спорогенная ткань формируется в премейотический период развития пыльника, она многослойна, клетки ее отличаются от других клеток пыльника более крупными размерами, крупными ядрами и плотной цитоплазмой. На поперечном срезе спорогенный комплекс — округлый, выделяется наличием в клетках, прилегающих к тапетуму, утолщенной наружной оболочки, содержащей каллозу (рис. 2, *1—4*). С прекращением митозов спорогенные клетки превращаются в микроспороциты и вступают в профазу мейоза (рис. 2, *5*). Тетрады микроспор формируются по симультанному типу. Мейоз в отдельном пыльнике и в разных пыльниках одного цветка протекает асинхронно, в них одновременно можно наблюдать разные фазы мейоза — от профазы до телофазы. Тетрады тетраэдральные, в тонких каллозных оболочках (рис. 2, *6*).

Микроспоры после разобщения из тетрад — мелкие, округлые, с ядром в центре клетки (рис. 2, *8*). Затем происходит вакуолизация, смещение ядра к стенке и его деление, в результате которого формируется генеративная клетка пыльцевого зерна. Спермиогенез проходит в пыльцевом зерне. Образуются 2 спермия, которые в зрелом пыльцевом зерне чаще имеют серповидную форму, они бедноплазменные, их ядра с

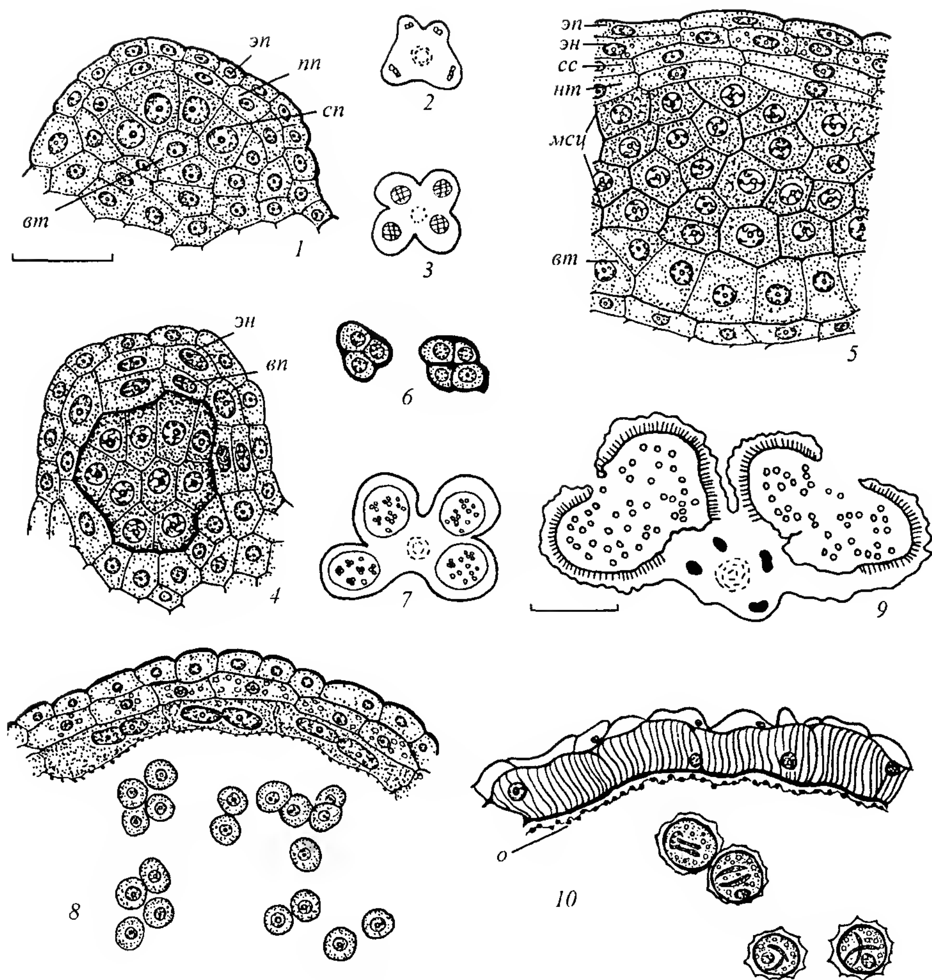


Рис. 2. Развитие пыльника у *Hablitzia tamnoides*.

1, *4*, *5* — формирование стенки гнезда пыльника и спорогенной ткани; *2*, *3* — схемы пыльников на соответствующих (*1*, *4*) стадиях; *6* — тетрады микроспор в каллозных оболочках; *7* — схема и фрагмент (*8*) пыльника с микроспорами; *9* — схема и фрагмент (*10*) зрелого пыльника с 3-клеточными пыльцевыми зернами. *1*—*4*, *7*—*10* — поперечные срезы, *5* — продольный срез. *вп* — вторичный париетальный слой, *вт* — внутренняя часть тапетума, *мсц* — микроспороциты, *нт* — наружная часть тапетума, *о* — орбикулы, *пп* — первичный париетальный слой, *сп* — спорогенные клетки, *сс* — средний слой, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидермис. Масштабная линейка: *1*, *4*—*6*, *8*, *10* — 0.02 мм; *2*, *3*, *7*, *9* — 0.1 мм.

конденсированным хроматином (рис. 2, *10*). Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, некрупные, с запасным крахмалом. В постмейотический период во время микроспорогенеза и микрогаметофитогенеза наблюдается самый активный рост и увеличение пыльника (рис. 2, *7*, *9*).

Гинодиэция. Наряду с обоеполыми цветками у *H. tamnoides* отмечено наличие функционально женских цветков в одном и том же соцветии. В таких цветках дегенерация пыльников происходит на ранних стадиях. В одних случаях пыльники развиваются только до профазы мейоза в микроспороцитах, в других — до образования микроспор. При этом формирование стенки гнезда пыльника осуществляется нормально, но в развитии тапетума сразу же заметны отклонения от нормы. В клетках появляется крупная литическая вакуоль, происходит лизис цитоплазмы, ядро смеща-

ется в верхнюю часть клетки и не делится, сами клетки тапетума очень увеличиваются. Спорогенная ткань формируется, но клетки ее со светлой, быстро исчезающей цитоплазмой и некрупными ядрами. В профазе мейоза в микроспороцитах наблюдается цитомиксис, вокруг клеток не откладывается каллоза, мейоз не заканчивается, и пыльник дегенерирует. В случаях, когда мейоз проходит, тетрады микроспор не имеют каллозной оболочки, в микроспорах заметны микроядра, часто формируются пентады и гексады. Разошедшиеся из тетрад микроспоры в таких пыльниках очень разнокачественны, тапетум выглядит нежизнеспособным. В цветке полностью дегенерируют все пыльники.

Семязачаток в завязи у *H. tamnoides* один, анакампилотропный, с 2 интегументами, крассинуцеллятный.

Интегументы 2-слойные, оба — эпидермального происхождения. Внутренний интегумент закладывается раньше (рис. 3, *1*) и, опережая в росте наружный интегумент (рис. 3, *2*), формирует микропиле (рис. 3, *5*), где утолщается до 3—4 слоев (рис. 3, *8*). Наружный интегумент со стороны фуникулуса короткий и многослойный (рис. 3, *8, 9*). Со стадии сформированного зародышевого мешка (рис. 3, *5*) клетки эпидермиса наружного интегумента и клетки внутреннего слоя внутреннего интегумента заметно увеличиваются в размерах и в них начинают накапливаться танины (см. таблицу-вклейку, *1*). На этой же стадии отмечено наличие кутикулы на эпидермисе наружного и внутреннего интегументов и нуцеллуса. Характерно наличие воздушных промежутков между интегументами в районе халазы и в микропилярной части семязачатка (рис. 3, *5, 7, 9*).

Фуникулус широкий, изогнутый, по нему из завязи в халазу к гипостазе идут многочисленные прокамбиальные пучки (рис. 3, *7*).

Нуцеллус массивный, изогнутый. Микропилярная часть его представлена эпидермисом, отдельные клетки которого могут делиться и формировать небольшой 2-слойный нуцеллярный колпачок (рис. 3, *3*), и 4—6 слоями париетальной ткани (рис. 3, *9*). Латеральная часть нуцеллуса 4—6-слойная, а наиболее массивна и многослойна халазальная часть нуцеллуса (рис. 3, *7—9*; см. таблицу-вклейку, *1*). В процессе созревания зародышевого мешка и ранних стадий развития семени слои париетальной ткани и латеральной части нуцеллуса, прилегающих к зародышевому мешку, постепенно дегенерируют, но бóльшая часть нуцеллуса сохраняется продолжительное время: по периферии до 2 слоев и массивная ткань в центре семени (рис. 3, *10*; см. таблицу-вклейку, *2*). Со стадии сердечковидного зародыша в заметно увеличившихся клетках нуцеллуса накапливается крахмал.

Гипостаза в основании нуцеллуса хорошо выражена, состоит из 4 слоев крупных округлых клеток с утолщенными оболочками, которые вдаются в нуцеллус в процессе формирования семени (рис. 3, *5, 7, 9, 10*).

Археспорий одноклеточный. Археспориальная клетка (иногда их 2), делясь периклинально, образует первичную париетальную и спорогенную клетки. Последняя дифференцируется в мегаспороцит (рис. 3, *2*). В результате последовательных мейотических делений формируется линейная тетрада мегаспор, халазальная из которых функционирует, а остальные мегаспоры довольно быстро дегенерируют.

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу. Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный: с 3-клеточным яйцевым и 3-клеточным антиподальным аппаратами и центральной клеткой с 2 полярными ядрами, в цитоплазме которой уже на этой стадии различимы гранулы полисахаридной природы (рис. 3, *4*). В процессе созревания зародышевый мешок заметно увеличивается, происходит дифференциация его элементов (рис. 3, *6, 8*). Зрелый зародышевый мешок удлиненно-вытянутый. Яйцеклетка округлая, с несколькими вакуолями, ядром в апикальной части клетки и пластидами с крахмальными зернами вокруг него. 2 синергиды — значительно меньших размеров, с хорошо выраженным нитчатым аппаратом. Антиподы — 3 небольшие клетки, располагаются Т-образно или линейным рядом, иногда дегенерируют до оплодотворения. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Центральная клетка — с ядром, располагающимся в

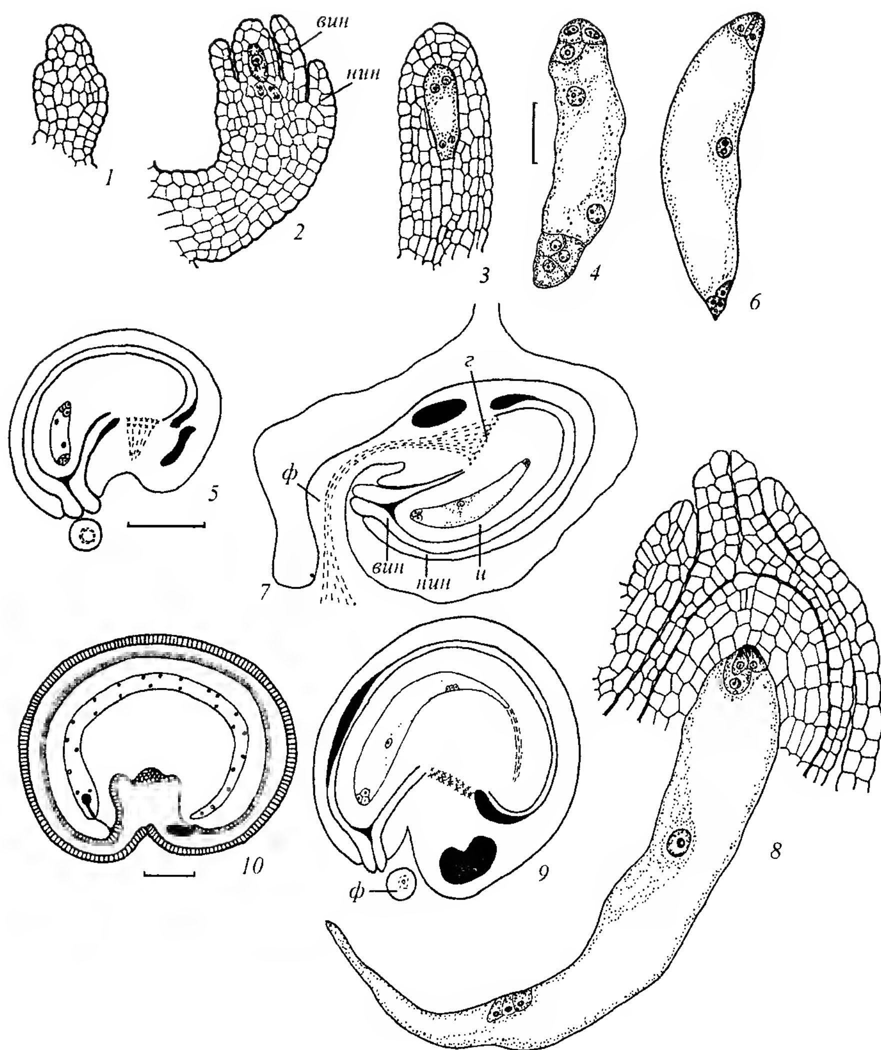


Рис. 3. Развитие семязачатка у *Hablitzia tamnoides*.

1 — примордий семязачатка, начало закладки внутреннего интегумента; *2* — семязачаток с мегаспороцитом; *3* — нуцеллус семязачатка с 4-ядерным зародышевым мешком; *4* — сформированный 8-ядерный 7-клеточный зародышевый мешок; *5* — семязачаток на этой стадии; *6* — зародышевый мешок со слившимися полярными ядрами; *7* — семязачаток на этой стадии; *8* — микропилярная часть семязачатка (*9*) со зрелым зародышевым мешком с дифференцированными элементами и формирующимся гаусториальным выростом центральной клетки; *10* — семязачаток на стадии шаровидного зародыша и ядерного эндосперма. На схемах *5, 7, 9, 10* зачернены воздушные промежутки, *вин* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *н* — нуцеллус, *нин* — наружный интегумент, *ф* — фуникулус. Масштабная линейка: *1–4, 6, 8* — 0.03 мм; *5, 7, 9* — 0.1 мм; *10* — 0.2 мм.

центре в тяже цитоплазмы, и с гаусториеподобно вытянутым халазальным концом, внедряющимся в глубь нуцеллуса (рис. 3, *8, 9*).

К моменту раскрывания бутона в пыльнике содержится зрелая 3-клеточная пыльца, в семязачатке — зрелый зародышевый мешок.

Оплодотворение. Для *H. tamnoides* характерны порогамия и двойное оплодотворение по премитотическому типу. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок, разрушая одну из синергид. Интактная синергида дегенерирует на ранних стадиях эмбриогенеза.

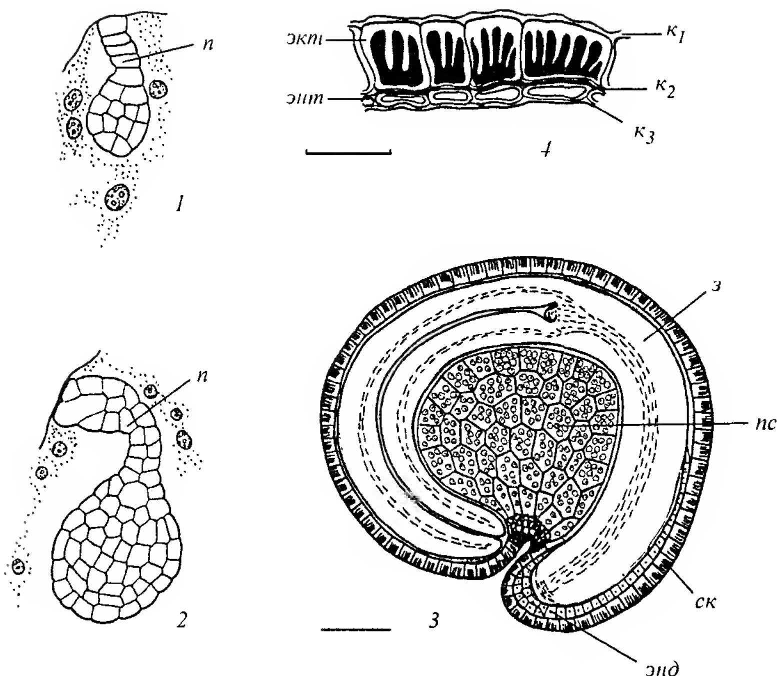


Рис. 4. Зародыш, семя и семенная кожура у *Hablitzia tamnoides*.

1, *2* — отдельные ранние стадии развития зародыша, *3* — схема зрелого семени; *4* — фрагмент семенной кожуры, *з* — зародыш, *к* — кутикула, *п* — подвесок, *пс* — перисперм, *ск* — семенная кожура, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотегмен. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* — 0.03 мм; *3* — 0.2 мм.

Эндоспермогенез соответствует Нуклеарному типу. На ценоцитной стадии развития ядра эндосперма располагаются в тонком слое цитоплазмы по периферии зародышевого мешка, который к этому моменту разрастается, изгибаясь по всей окружности семязачатка (рис. 3, *10;* см. таблицу-вклейку, *2*). Клеткообразование в эндосперме начинается в микропилярной зоне на стадии раннего сердечковидного зародыша. В халазальной части зародышевого мешка и на более поздних стадиях наблюдаются многочисленные мелкие ядра эндосперма в плотной цитоплазме. Возможно, что клеткообразования в этой части эндосперма вообще не происходит, и халазальный конец выполняет гаусториальную функцию. В зрелом семени эндосперм сохраняется только вокруг зародышевого корня 2—3 слоями, образуя так называемый эндоспермальный корневой колпачок, и одним слоем вдоль гипокотиля с наружной стороны, примерно до 1/3 его длины. В клетках эндосперма накапливается запасной крахмал. Со стороны перисперма сохраняется пленка из остатков оболочек клеток эндосперма и кутикулы. Основной запасающей питательной тканью является перисперм, располагающийся в центре семени (рис. 4, *3*). Клетки перисперма очень крупные, с утолщенными оболочками, в них содержится большое количество крупных пластид с многочисленными сложными зернами крахмала.

Эмбриогенез соответствует Chenopodiad-типу. Зигота делится поперечно, образуются апикальная (*ca*) и базальная (*cb*) клетки, которые также делятся поперечно, формируя линейный 4-клеточный проэмбрио. Производные клеток *ca* и *cb* участвуют в формировании зародыша по схеме

$$ca = pco + pvt + 1/2\ phy;$$

$$cb = 1/2\, phy + icc + iec + co + s.$$

Суспензор 2-рядный, слегка изогнутый, с разросшейся базальной частью (рис. 4, *1, 2*).

Зрелый зародыш крупный, дифференцированный, кольцевой. В нем различаются 2 довольно длинные семядоли, гипокотиль, апексы побега и корня, небольшой корневой чехлик. Прокамбиальный тяж из гипокотиля заходит в семядоли (рис. 4, *3*). В клетках зрелого зародыша в большом количестве присутствуют липиды и белки в виде крупных алейроновых зерен с глобоидами. Липиды присутствуют и в клетках прокамбиального тяжа. Отсутствуют запасные вещества в выпуклой точке роста побега и в меристеме корневого апекса.

Семенная кожура развивается из обоих интегументов, экзотестально-эндотегминальная. Почти на всем протяжении развития семени все 4 слоя интегументов хорошо различимы. По мере созревания семени оболочки клеток экзотесты сильно утолщаются, трансформируясь в механический слой, клетки полностью заполнены танинами. 2-й слой наружного интегумента постепенно разрушается. Клетки его с тонкими оболочками, содержимое клеток лизирует, клетки сжимаются. Точно так же происходит деструкция и наружного слоя внутреннего интегумента (см. таблицу-вклейку, *4—6*). Остатки оболочек клеток этих слоев наблюдаются на поздних стадиях эмбриогенеза в виде тонкой пленки под экзотестой. К ним примыкает слой эндотегмена, клетки которого имеют утолщенные оболочки, но теряют содержимое и слегка деформируются. В зрелом семени семенная кожура представлена экзотестой из крупных клеток с утолщенными радиальными и наружными оболочками, причем утолщения наружных оболочек в виде «сталактитов» вдаются внутрь клеток, и эндотегменом, между которыми сохраняется тонкая пленка с кутикулой (рис. 4, *4*). Тонкий неокрашенный слой кутикулы присутствует также на поверхности семенной кожуры и под эндотегменом.

Заключение

Сравнительно-эмбриологический анализ показал, что весь спектр эмбриологических признаков, присущих *H. tamnoides,* подтверждает принадлежность этого рода к сем. *Chenopodiaceae.* Причем особенно большое сходство по многим признакам у этого рода имеется с родами из подсем. *Chenopodioideae:* это тип формирования стенки гнезда пыльника, тип пыльцевых зерен, тип семязачатка, наличие массивного перисперма в центре семени, кольцевой зародыш, строение семенной кожуры (Копычева, Кадырова, 1983; Бутник, 1991). По своей структуре зрелые семена *H. tamnoides* относятся ко второй группе семян с периспермом (Шамров, 1997), которые характеризуются наличием перисперма, составляющим половину объема семени, и крупным изогнутым зародышем. Именно такие признаки семян, как кольцевой зародыш и перисперм, расположенный в центре семени, оцениваются как наиболее примитивные в сем. *Caryophyllaceae* (Кожанчиков, 1967), что, очевидно, справедливо и для всего порядка *Caryophyllales,* к семейству которого относится и объект нашего исследования.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность А. Л. Тахтаджяну, А. Нерсесян и Т. Н. Поповой за предоставленный материал для исследования, Н. А. Жинкиной — за дружескую помощь.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Ведущая научная школа», проект № 00-15-97828.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутник А. А. Семейство *Chenopodiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Двудольные *Caryophyllidae — Dilleniidae.* Л., 1991. С. 77—82.

Ильин М. М. Семейство *Chenopodiaceae* Less. — Маревые. *Hablitzia* М. В. — Габлиция // Флора СССР. 1936. Т. 6. С. 32—33.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae.* Л., 1980. 110 с.

Камелина О. П. Новый подход к классификации типов тапетума // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 56—60.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Кожанчиков В. И. Морфологические признаки семян сем. *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 9. С. 1277—1286.

Конычева В. И., Кадырова Р. У. Семейство *Chenopodiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae — Thymelaeaceae.* Л., 1983. С. 49—52.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской долины. Л., 1972. 394 с.

Шамров И. И. Перисперм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997. Т. 2. С. 291—293.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

The processes of anther, ovule and seed development were traced for the first time in *Hablitzia tamnoides.* All basic embryological features were determined. The formation of the 4-layered wall of the anther occurs according to the Monocotyledonous type; the tapetum is cellular without reorganization, with orbicules; the microspore tetrads are formed simultaneously; the mature pollen grain is 3-celled. The ovule is anacampylotropous, with 2 bilayered integuments, crassinucellate. The archesporium is unicellular, the embryo sac develops according to the Polygonum-type; the endospermogenesis is of the Nuclear type, the embryogenesis is of the Chenopodiad-type. At the centre of the mature seed there is a massive perisperm, the embryo is well-differentiated, ringshaped. The seed coat is exotesta-endotegminal. *Hablitzia* completely corresponds to the complex of *Chenopodiaceae* embryological features.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА БАССЕЙНА РЕКИ ВЯТКИ

V. I. VASILEVICH. NEMORAL FORESTS IN THE VYATKA RIVER BASIN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 13. 03. 2001

Широколиственные леса в бассейне р. Вятки представлены липняками и дубняками. По пойме Вятки они идут на север до г. Кирова, а на водоразделах встречаются лишь в южных районах Кировской обл. и прилегающих районах Татарстана. Пойменные липняки и дубняки очень существенно отличаются от водораздельных отсутствием травянистых неморальных видов, бересклета и лещины в кустарниковом ярусе. Собственных дифференциальных видов пойменные широколиственные леса не имеют. Водораздельные леса образуют асс. Aegopodio-Tilietum и Aegopodio-Quercetum, сменяющие друг друга в ходе сукцессии. Пойменные широколиственные леса отнесены к асс. Glechomo-Quercetum и Rubo saxatili-Tilietum. В отличие от Северо-Запада, дубняки в бассейне Вятки интенсивно сменяются липовыми лесами.
Ключевые слова: широколиственные леса, бассейн р. Вятки.

Растительность бассейна р. Вятки до сих пор изучена очень слабо. В работе А. Д. Фокина (1929) широколиственные леса Кировской обл. только упоминаются. Позднее И. А. Шабалина (1955) опубликовала статью о дубе в долине Вятки, в которой привела несколько описаний пойменных дубняков. Некоторые сведения о дубняках в окр. г. Кирова содержатся в работе И. П. Василевича (1954), а А. К. Денисов (1954, 1987) дает характеристику пойменных широколиственных лесов в районе г. Котельнича. Общая площадь дубовых лесов составляла на начало 1950-х гг. 1.8 тыс. га (Чиркин, 1952), в 1961 г. — 3 тыс. га, в 1978 г. — 3.8 тыс. га, что может быть связано с несовершенством учета (Денисов, 1987) и, вероятно, не отражает реального увеличения площади дубрав.

За время проведения полевых работ в Кировской обл. во 2-й половине 1990-х гг. нам удалось собрать значительное число геоботанических описаний широколиственных лесов, которые были дополнены нашими описаниями из Татарстана и Нижегородской обл.

Широколиственные леса в пойме р. Вятки встречаются на всем протяжении нижнего и среднего течения реки до впадения в нее р. Чепцы, несколько выше г. Кирова. Они встречаются на гривах в центральной пойме, нигде не образуя больших массивов. Частично эти леса, особенно дубовые, нарушены в результате выпаса скота, но таких участков сравнительно немного. Нередко можно найти хорошо сохранившиеся сообщества дубовых и липовых лесов (табл. 1, 2).

Рассмотрим полученные результаты.

1. Aegopodio-Quercetum. Все дубняки на водоразделе в бассейне Вятки отнесены к одной ассоциации. Это сомкнутые леса, в древостое которых господствует дуб и имеется довольно постоянная, но не очень обильная примесь липы. Водораздельные дубняки весьма четко отличаются от пойменных по флористическому составу. Для них характерно прежде всего высокое постоянство неморальных травянистых видов, которые редки или полностью отсутствуют в пойменных дубняках. В эту группу видов входят *Stellaria holostea* L., *Asarum europaeum* L., *Viola mirabilis* L., *Carex pilosa*

ТАБЛИЦА 1

Фитоценотическая таблица дубовых лесов бассейна р. Вятки

	Aegopodio-Quercetum	Glechomo-Quercetum		
		снытевый	типичный	коротконожковый
Число описаний	28	7	26	4
Сомкнутость крон	0.68	0.74	0.63	0.62
Quercus robur	0.8 V	0.9 V	0.8 V	0.9 V
Tilia cordata	0.1 IV	0.1 IV	0.1 III	III
Betula pendula	I	III	I	III
Picea obovata	I	—	I	—
Populus tremula	I	—	I	II
Pinus sylvestris	I	—	I	III
Подрост				
Quercus robur	1 IV	V	6 V	3 V
Tilia cordata	15 V	22 V	8 III	6 III
Ulmus glabra	II	—	1 II	II
Abies sibirica	II	—	I	—
Populus tremula	I	II	I	5 V
Padus avium	I II	2 III	8 IV	3 IV
Acer platanoides	8 V	—	—	—
Picea abovata	I	—	—	—
Подлесок				
Corylus avellana	25 V	I	—	—
Euonymus verrucosa	3 V	—	I	—
Sorbus aucuparia	III	III	2 II	III
Lonicera xylosteum	III	2 IV	I	III
Viburnum opulus	II	V	6 V	III
Frangula alnus	II	—	II	II
Rosa majalis	—	—	—	4 IV
Травяной ярус				
Aegopodium podagraria	29 V	70 V	1 II	II
Rubus saxatilis	IV	III	2 IV	12 V
Convallaria majalis	IV	I	3 IV	3 III
Glechoma hederacea	IV	6 V	29 V	3 IV
Poa nemoralis	II	II	II	III
Stellaria holostea	IV	I	—	—
Lathyrus vernus	2 IV	1 V	II	III
Asarum europaeum	V	—	—	—
Ranunculus cassubicus	II	—	—	II
Carex pilosa	11 V	—	—	—
Campanula trachelium	II	—	—	—
Viola mirabilis	IV	—	—	—
Polygonatum multiflorum	IV	—	—	—
Pulmonaria obscura	2 IV	—	—	—
Mercurialis perennis	5 V	—	—	—
Dryopteris filix-mas	V	—	—	—
Aconitum septentrionale	III	—	—	—
Fragaria vesca	II	—	—	II

	Aegopodio-Quercetum	Glechomo-Quercetum		
		снытевый	типичный	коротко-ножковый
Angelica sylvestris	—	III	2 III	IV
Aristolochia clematitis	—	I	—	—
Rubus caesius	—	II	2 I	—
Elymus caninus	—	I	II	—
Campanula latifolia	—	III	I	II
Cardamine impatiens	—	II	I	—
Vicia sepium	I	V	III	3 V
Galium boreale	I	III	4 V	V
Geum urbanum	II	III	I	III
Scrophularia nodosa	I	III	II	—
Solidago virgaurea	I	IV	II	3 V
Sedum maximum	—	III	—	III
Paris quadrifolia	I	II	II	—
Urtica dioica	I	3 V	1 IV	II
Equisetum pratense	I	II	III	III
Lysimachia vulgaris	—	III	II	IV
Brachipodium pinnatum	—	2 III	II	25 IV
Filipendula ulmaria	—	I	2 III	III
Melica nutans	II	1 V	II	IV
Heracleum sibiricum	—	—	III	IV
Lysimachia nummularia	—	—	II	II
Inula salicina	—	—	II	—
Veronica longifolia	—	—	III	—
Ranunculus acris	—	—	—	II
Veronica chamaedrys	—	—	—	III
Valeriana officinalis	—	—	—	III

Примечание. Здесь и в табл. 2: арабские цифры — среднее проективное покрытие; римские — классы постоянства.

ТАБЛИЦА 2

Фитоценотическая таблица липовых лесов бассейна р. Вятки

	Rubo saxatili-Tilietum		Aegopodio-Tilietum		
	костяничный	снытевый	снытевый	с *Mercurialis*	с *Carex pilosa*
Число описаний	10	23	34	10	15
Сомкнутость крон	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7
Tilia cordata	0.9 V	0.8 V	0.8 V	0.9 V	0.8 V
Quercus robur	0.1 III	0.1 II	I	I	0.1 IV
Betula pendula	I	II	II	I	III
Populus tremula	II	II	I	I	II
Abies sibirica	I	II	I	I	—
Picea obovata	—	II	II	I	II
Ulmus glabra	—	—	II	II	I
Acer platanoides	—	—	I	II	I

	Rubo saxatili-Tilietum		Aegopodio-Tilietum		
	костяничный	снытевый	снытевый	с *Mercurialis*	с *Carex pilosa*
Подрост					
Tilia cordata	19 V	14 V	7 V	3 V	10 IV
Quercus robur	3 IV	V	—	I	I
Ulmus glabra	1 II	II	2 III	I II	—
Ulmus laevis	I	I	—	I I	—
Acer platanoides	—	I	5 V	8 V	8 V
Fraxinus excelsior	—	—	—	5 II	I
Populus tremula	3 II	II	—	—	—
Picea obovata	1 I	III	I IV	2 III	II
Abies sibirica	I	1 III	III	2 II	I
Подлесок					
Sorbus aucuparia	IV	II	III	III	III
Rosa majalis	III	II	I	—	—
Viburnum opulus	III	II	I	I	II
Lonicera xylosteum	I II	2 IV	III	III	V
Padus avium	3 IV	2 III	II	I	II
Euonymus verrucosa	—	I	I V	2 V	2 V
Corylus avellana	—	—	11 IV	10 V	6 III
Травяной ярус					
Glechoma hederacea	9 V	5 V	I IV	I IV	III
Urtica dioica	4 V	IV	1 IV	III	—
Equisetum pratense	I IV	1 V	1 III	I	—
Rubus saxatilis	5 IV	I III	II	I	II
Paris quadrifolia	II	II	II	II	I
Melica nutans	II	1 III	I	I	IV
Poa nemoralis	II	II	I	—	III
Milium effusum	2 II	4 III	1 III	III	I
Geum urbanum	II	I III	II	III	I
Angelica sylvestris	III	I	I	—	II
Matteuccia struthiopteris	I II	—	—	—	—
Elymus caninus	2 II	II	I	—	—
Galium boreale	2 V	II	—	—	—
Scrophularia nodosa	III	—	—	—	—
Aegopodium podagraria	II	32 V	35 V	10 V	14 V
Lathyrus vernus	3 III	3 V	I IV	III	3 V
Stellaria holostea	—	2 III	3 V	I IV	3 V
Asarum europaeum	—	III	I V	3 IV	I V
Viola mirabilis	—	II	IV	II	IV
Pulmonaria obscura	—	—	3 V	3 V	I V
Carex pilosa	—	—	5 IV	6 IV	36 V
Mercurialis perennis	—	—	6 IV	52 V	2 IV
Dryopteris filix-mas	—	—	5 V	3 V	II
Galium odoratum	—	—	2 IV	2 V	—
Ranunculus cassubicus	—	—	III	I III	II
Carex digitata	—	II	II	I	II
Dryopteris carthusiana	—	II	III	II	I
Oxalis acetosella	—	—	2 II	I	I
Aconitum septentrionale	—	—	3 V	3 III	I

	Rubo saxatili-Tilietum		Aegopodio-Tilietum		
	костяничный	снытевый	снытевый	с *Mercurialis*	с *Carex pilosa*
Polygonatum multiflorum	—	—	II	III	I
Stachys sylvatica	—	—	II	II	—
Viola collina	—	—	—	I	IV
Campanula latifolia	—	—	—	II	—
Crepis sibirica	—	—	—	I	I
Convallaria majalis	—	—	—	I	II
Maianthemum bifolium	—	—	—	I	II

Scop., *Ranunculus cassubicus* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Mercurialis perennis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.

Водораздельные дубняки отличаются также высоким обилием и постоянством *Corylus avellana* L. и *Euonymus verrucosa* Scop. в кустарниковом ярусе и обилием подроста *Acer platanoides* L. В водораздельных дубняках обилен и постоянен подрост липы, подрост дуба встречается постоянно, но с гораздо меньшим покрытием. Подрост *Ulmus glabra* Huds., пихты, ели и ясеня встречаются редко. В подлеске также довольно часто встречаются *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera xylosteum* L., *Viburnum opulus* L. В травяном ярусе обычно преобладает сныть, но в некоторых описаниях на первое место по покрытию выходят *Carex pilosa, Stellaria holostea.* Кроме вышеупомянутых неморальных травянистых видов существенную роль играют *Rubus saxatilis* L., *Convallaria majalis* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Glechoma hederacea* L. Моховой покров, как во всех широколиственных лесах, не развит.

Эта ассоциация встречается только на самом юге Кировской обл., в Малмыжском р-не. Значительное число описаний этой ассоциации, включенных в таблицу, было выполнено в южных районах Нижегородской обл. Вполне вероятно, что еще 100 лет назад такие леса в бассейне р. Вятки были распространены гораздо дальше на север. Правый, коренной, берег р. Вятки в настоящее время очень сильно распахан. Леса на нем сохранились только в виде отдельных небольших массивов, по которым трудно судить о распространении широколиственных лесов в доагрикультурный период. Имеются данные о том, что в Яранском р-не Кировской обл. дубовые леса исчезли уже в XX в. (Поварницын, 1926; Фокин, 1930), но и в то время дубняки на плакорах встречались только в двух самых южных районах области: Малмыжском и Вятскополянском.

Сравнение дубовых лесов этого региона и Северо-Запада (Василевич, Бибикова, 2001) показало, что основной ассоциацией в обоих регионах является дубняк снытевый. По флористическому составу и обилию видов эти дубняки очень близки. Наиболее существенное различие — отсутствие двух европейских видов в бассейне р. Вятки (*Hepatica nobilis* Mill. и *Galeobdolon luteum* Huds). Ареал *Hepatica nobilis* не доходит до этого региона, а *Galeobdolon luteum* становится очень редким в бассейне р. Вятки. На Северо-Западе в водораздельных дубняках крайне редка *Carex pilosa,* которая весьма постоянна и обильна в бассейне р. Вятки. Возникает вопрос, насколько значимы эти различия, следует ли выделять на этом основании какие-то субассоциации или варианты в пределах одной ассоциации. Установление строгой номенклатуры и строгой иерархии единиц классификации — не самое главное при классификации растительности, тем более что объективные критерии установления ранга синтаксонов отсутствуют и вряд ли когда-нибудь будут разработаны. Отсутствие двух видов из большой группы фитоценотически замещающих видов — не очень серьезное отличие. Достаточно постоянное присутствие в дубняках бассейна р. Вятки *Carex pilosa* — гораздо более важный признак. Этот вид в более южных дубравах

становится одним из широко распространенных доминантов травяного яруса, но насколько сильно отличаются волосистоосоковые дубравы от снытевых, по имеющимся в нашем распоряжении материалам, решить невозможно. Пока мы склонны рассматривать снытевые дубняки обоих регионов в рамках одной ассоциации.

П. Л. Горчаковский (1972) приводит для Южного Урала асс. Quercetum mixtoner-boso-aegopodiosum, которая также характеризуется доминированием сныти и значительным участием ряда неморальных видов, но отличается высоким постоянством *Stellaria bungeana* Fenzl, *Crepis sibirica* L., *Cacalia hastata* L. — сибирских видов, которые еще довольно редки в бассейне р. Вятки. Б. Н. Норин (1954) приводит описание снытевой дубравы для Пермской обл. В ее травяном покрове встречаются как неморальные, так и бореальные лесные и луговые виды.

2. Glechomo-Quercetum (пойменные дубняки). По сомкнутости древостоя и его составу пойменные дубняки не отличаются от водораздельных. Так же обилен подрост липы и постоянен, но менее обилен, подрост дуба. Пойменные дубняки отличаются от водораздельных более низким видовым богатством. Для них характерно более высокое постоянство *Padus avium* и *Viburnum opulus* в кустарниковом ярусе, а в травяном покрове относительно постоянны *Angelica sylvestris* L., *Vicia sepium* L., *Galium boreale* L., *Geranium sylvaticum* L., *Solidago virgaurea* L., *Urtica dioica* L., *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L., *Lathyrus pratensis* L., *Inula salicina* L., *Veronica longifolia* L. Все это свидетельствует о большом увлажнении в пойменных дубняках и более луговом характере травостоя. Последнее объясняется тем, что дубняки обычно встречаются небольшими массивами среди лугов центральной поймы и в ряде случаев имеют несколько разряженный древостой. *Glechoma hederacea,* по которой названа эта ассоциация, имеет в ней максимум проективного покрытия и постоянства, но она встречается довольно обильно и постоянно во всех остальных ассоциациях широколиственных лесов этого региона и не может считаться хорошим дифференцирующим видом. На Северо-Западе этот вид довольно редок и встречается преимущественно в пойменных лесах.

В ряде сообществ пойменных дубняков доминантом травяного яруса становится сныть, и внешне такие дубняки становятся похожими на снытевые водораздельные. Неморальные травянистые виды в них полностью отсутствуют, и их флористические отличия от обычных пойменных дубняков не очень значительны. В снытевых пойменных дубняках выше постоянство *Lonicera xylosteum,* что сближает их с водораздельными, а в травяном ярусе — *Campanula latifolia* L., *Melica nutans* L., *Geum urbanum* L. Рационального объяснения этому найти не удалось, так как эти 3 вида не имеют высокого постоянства в водораздельных дубняках. Вполне вероятно, что это объясняется лишь случайным выборочным варьированием. Пойменные снытевые дубняки представлены лишь 7 описаниями. При таком числе описаний 95 %-й доверительный интервал постоянства *Campanula latifolia* (43 %) составляет 9.9—81.6 % (Weber, 1957), т. е. охватывает все 5 классов постоянства. При не очень большом числе описаний в сравниваемых группах трудно убедиться в достоверности различий постоянства отдельных видов. В связи с этим пойменные снытевые дубняки следует рассматривать только как вариант пойменных дубняков.

В пойме р. Вятки, на разных ее отрезках, от г. Кирова до устья изредка попадаются дубняки с высоким обилием в травяном ярусе *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Эти дубняки выделены нами в отдельную группу. Она включает только 4 описания. Средняя сомкнутость в ней такова же, как и в типичных пойменных дубняках, но этот показатель для пойменных широколиственных лесов, часто растущих на узких гривах, окруженных массивами лугов или старицами, не дает полного представления об освещенности под пологом леса, так как важную роль играет боковое освещение. В коротконожковых дубняках часто встречаются такие луговые виды, как *Ranunculus acris* L., *Veronica chamaedrys* L., *Valeriana officinalis* L., *Hieracium umbellatum* L. Появление достаточно большой группы луговых видов — довольно убедительное свидетельство большего олуговения коротконожковых дубня-

ков. *Brachypodium pinnatum* встречается и в других группах описаний пойменных дубняков, но там его постоянство невелико. Этот вид нередко бывает обилен и в пойменных сосняках.

Этот вид часто рассматривается как лугово-степной, нередко встречающийся с высоким обилием на остепненных лугах и в луговых степях. H.-D. Krausch (1961) считает его характерным видом союза Cirsio-Brachypodion и отмечает его высокое постоянство в союзе Mesobromion. В Нижегородской обл. его фитоценотический оптимум находится в лесах, прежде всего в дубравах (Аверкиев, 1935). В Средней Сибири коротконожка связана с сосновыми лесами, вторичными березовыми лесами и лугами на их месте (Ронгинская, 1988).

В Ульяновской и Саратовской областях нередко встречается асс. Quercetum brachypodiosum. Это водораздельные дубняки, в подлеске которых растут *Acer tataricum* L., *Euonymus verrucosa, Cerasus fruticosa* Pall., а в травяном ярусе, кроме обычных неморальных видов, — *Poa angustifolia* L., *Origanum vulgare* L. (Барабанщиков, 1968). В остепненных дубравах юго-востока Пензенской обл. В. П. Воротников (1986) выделяет 3 ассоциации: 1) татарскокленово-бересклетово-коротконожковую; 2) бересклетово-коротконожково-вейниковую (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth); 3) вишнево-лазурниково-коротконожковую. Он пишет, что все 3 ассоциации очень близки по флористическому составу и являются производными от сосново-широколиственных лесов. В этих дубняках значительную примесь составляют виды сухих разреженных лесов и луговых степей: *Phlomis tuberosa* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Aster amellus* L. Неморальные травянистые виды в этих дубняках почти полностью отсутствуют. В Саратовской обл. встречаются коротконожковые дубняки также несколько остепненные, в которых встречаются, в частности, *Trifolium alpestre* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Asperula tinctoria* L., *Filipendula vulgaris* Moench (Антонова, 1957; Протоклитова, 1957). Конечно, эти дубняки не имеют ничего общего с описаниями дубняков с коротконожкой из поймы р. Вятки.

В. В. Благовещенский (1951) в Ульяновской обл. описал коротконожковый дубняк с доминированием *Brachypodium pinnatum* и высоким обилием *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* L. Для этих дубняков характерно почти полное отсутствие дубравных видов; из них изредка встречаются только *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea, Pulmonaria obscura.* Встречается ряд боровых видов: *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* L., *Melampyrum pratense* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Этот дубняк имеет мало общего с описанным Воротниковым и нашими описаниями.

Для пойм Дона и Нижней Волги Ф. С. Яковлев (1946) приводит ассоциацию, в травяном ярусе которой, кроме *Brachypodium pinnatum,* обильны *Dactylis glomerata* L. и *Carex pilosa*, встречаются ежевика и ландыш. Это единственное упоминание о коротконожковых дубняках в пойме. На Южном Урале (Горчаковский, 1972) встречаются дубняки с высоким обилием коротконожки. Для них характерны как неморальные, так и некоторые луговостепные виды.

Одной из особенностей растительности поймы р. Вятки является редкость широколиственных лесов в прирусловой пойме, в связи с чем там отсутствуют некоторые типы дубняков, приводимые для более южных пойм Европейской России. В пойме р. Вятки мы не нашли ежевичные дубняки (с *Rubus caesius* L.), хотя этот вид часто встречается с высоким обилием в прирусловой пойме нижнего и среднего течения р. Вятки. И. А. Шабалина (1955) приводит описание дубово-вязового леса с сомкнутостью крон всего лишь 0.3, где в подлеске обильна ежевика, а в травяном покрове много видов влажных местообитаний: *Carex vulpina* L., *Bidens tripartita* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Solanum dulcamara* L., *Lysimachia vulgaris.* Не встречаются там ландышевые и крапивные дубняки, характерные для пойм других рек.

В поймах рек Волги и Камы в пределах Татарстана (Марков, Фирсова, 1955) встречаются остепненные дубняки на гривах в центральной пойме. В них встречается

Prunus spinosa L., обильны *Carex praecox* Schreb., *Filipendula vulgaris* Moench, постоянны *Asparagus officinalis* L., *Fragaria viridis* Duch., *Galium verum* L. Остепненные дубняки в пойме р. Вятки не встречаются, по крайней мере в настоящее время. Нам удалось найти лишь очень разреженные участки с сомкнутостью 0.2—0.3 на самом юге Кировской обл., у п. Усть-Луга, но это уже не леса, а отдельные деревья дуба на фоне довольно обычных для низовий Вятки остепненных лугов. М. В. Марков (1956) не упоминает остепненные дубняки в работе, посвященной растительности поймы нижнего течения р. Вятки.

3. Aegopodio-Tilietum — снытевые водораздельные липняки. Эта ассоциация характеризуется сомкнутым древесным ярусом, в котором господствует липа с небольшой примесью березы, осины, дуба и ели. В отличие от пойменных липняков изредка в древостое присутствуют сосна, *Ulmus glabra* и *Acer platanoides*. В подросте обильны липа и клен, довольно постоянно встречаются ель и пихта.

В подлеске наиболее обильным видом является *Corylus avellana*, постоянно, но с невысоким покрытием встречается *Euonymus verrucosa*, довольно постоянны *Sorbus aucuparia* и *Lonicera xylosteum*. В травяном ярусе наиболее обильным видом является *Aegopodium podagraria*, постоянно встречаются неморальные травянистые виды: *Stellaria holostea, Asarum europaeum, Viola mirabilis, Pulmonaria obscura, Carex pilosa, Mercurialis perennis* L., *Dryopteris filix-mas, Ranunculus cassubicus*. В липняках высоко постоянство *Galium odoratum* (L.) Scop., который отсутствует в дубняках.

Среди суходольных липняков были выделены 3 группы описаний: снытевые, с *Mercurialis perennis* и с *Carex pilosa. Mercurialis perennis*, являющийся типичным неморальным видом, часто считают гигромезофитом; сообщества с высоким обилием этого вида нередко выделяют в особые ассоциации. Однако сравнение этих сообществ с типичными снытевыми липняками водоразделов показало, что высокое проективное покрытие пролесника не влечет за собой заметных изменений флористического состава, да и сам пролесник постоянен во всех трех группах суходольных липняков. *Mercurialis perennis* следует считать одним из группы фитоценотически замещающих видов неморальных лесов.

Несколько иначе обстоит дело в группе описаний с высоким покрытием *Carex pilosa*. Этот вид также постоянен во всех трех группах описаний суходольных липняков, но липняки с *Carex pilosa* отличает гораздо более низкое постоянство *Dryopteris filix-mas, Galium odoratum, Aconitum septentrionale, Stachys sylvatica* L. Различия по постоянству весьма значительны. Эти липняки образуют особую флористически однородную группу описаний (Василевич, 1995), но экологический смысл этих различий не вполне ясен. Волосистоосоковые широколиственные леса некоторые геоботаники считают более сухими по сравнению со снытевыми, и отсутствие в них *Aconitum septentrionale* и *Stachys sylvatica* отчасти это подтверждает.

4. Rubo saxatili-Tilietum — пойменные липовые леса. Дифференциация липовых лесов региона происходит, в общем и целом, параллельно дифференциации дубовых лесов. Точно так же четко отделяются по флористическому составу пойменные липняки, для которых характерно прежде всего отсутствие неморальных травянистых видов. Пойменные липняки отличаются от водораздельных также высоким постоянством подроста дуба и отсутствием подроста клена, отсутствием *Euonymus verrucosa* и *Corylus avellana* в кустарниковом ярусе. В травяном ярусе пойменных липняков более высокое постоянство имеют *Urtica dioica, Angelica sylvestris, Elymus caninus* (L.) L., *Rubus saxatilis, Galium boreale*, более высокое покрытие у *Glechoma hederacea* и *Equisetum pratense* L. Но в целом олуговение пойменных липняков выражено значительно слабее, чем дубняков, что связано с более низкой освещенностью под их пологом.

Пойменные липняки были подразделены на 2 группы: пойменные липняки без неморальных видов и снытевые. Последние в определенной мере являются переходными к суходольным. В них обильна *Aegopodium podagraria*, появляются *Stellaria*

holostea и *Asarum europaeum*, но все же неморальных травянистых видов в них мало. Снытевые пойменные липняки занимают наиболее высокие участки поймы, которые заливаются редко и на непродолжительный срок, поэтому в них становится обильной сныть. Этот вид, часто доминирующий в травяном покрове широколиственных и мелколиственных лесов, имеет более широкую экологическую амплитуду, чем другие неморальные виды, и нередко встречается без своих обычных спутников (Василевич, 1998). Эти 2 группы пойменных липняков можно рассматривать в рамках одной растительной ассоциации, для которой нет хороших дифференциальных видов.

Липняки и дубняки довольно сходны друг с другом по флористическому составу сообществ в аналогичных местообитаниях. Пойменные липняки отличаются более высокой сомкнутостью древесного яруса, а подрост липы одинаково обилен в дубняках и липняках. По видам подлеска заметных различий между ними нет, только *Viburnum opulus* имеет более высокое постоянство и покрытие в дубняках, но это может быть и проявлением выборочного варьирования.

По составу травяного яруса различия пойменных липняков и дубняков значительно больше. В дубовых лесах выше постоянство ряда луговых видов и видов разреженных лесов: *Galium boreale, Campanula latifolia, Brachypodium pinnatum, Convallaria majalis*, а кроме того, нескольких видов, свидетельствующих о более влажных условиях: *Lysimachia vulgaris, Filipendula ulmaria, Veronica longifolia*. В липняках выше постоянство некоторых неморальных видов (*Stellaria holostea, Asarum europaeum*), а кроме того, *Milium effusum* L. и *Elymus caninus*.

Водораздельные дубняки и липняки отличаются по составу видов нижних ярусов еще меньше, чем пойменные. В дубняках подрост дуба постоянен, а в липняках он полностью отсутствует. Водораздельные липняки также могут возникать на месте дубняков, но на водоразделах липняки могут появиться и после вырубки хвойно-широколиственных лесов, образованных елью, пихтой и липой. Молодые липняки, как правило, порослевые, образуют чистые сомкнутые древостои. Ель и пихта начинают внедряться в такие сообщества только после того, как ярус липы станет несколько менее густым в результате самоизреживания.

В восточной части Польши широко распространена асс. Tilio-Carpinetum Traczyk 1962. Эта ассоциация относится к союзу Carpinion betuli, для которого характерны сообщества с древесным ярусом из *Quercus robur* L., *Q. sessilis* Ehrh., *Carpinus betulus* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer pseudoplatanus* L., *A. platanoides* L., *Ulmus laevis* Pall. В кустарниковом ярусе обильны *Corylus avellana, Euonymus verrucosa, E. europaea* L. Характерными видами этой ассоциации в травяном ярусе являются *Carex pilosa, Galium intermedium* Schult., *Ranunculus cassubicus, Isopyrum thalictroides* L. (Medwecka-Kornaś, 1972; Matuszkiewicz, 1984). Отличия этой ассоциации от Aegopodio-Quercetum и Aegopodio-Tilietum весьма значительны. Они, прежде всего, относятся к древесному ярусу, в котором нет граба, *Quercus sessilis, Acer pseudoplatanus*. В травяном ярусе отсутствуют *Galium intermedium* и *Isopyrum thalictroides*. Это все европейские виды, которые не заходят так далеко на восток. Широколиственные леса Польши относятся к иной провинции широколиственнолесной европейской области. С запада на восток идет постепенное обеднение флоры широколиственных лесов, на что обратил внимание еще Г. Н. Высоцкий (1913).

Асс. Tilio-Carpinetum весьма неоднородна внутри себя и включает ряд субассоциаций, которые сильно отличаются друг от друга по флористическому составу и условиям местообитания. В травяном ярусе субасс. typicum преобладают обычные неморальные виды, те же, что на северо-западе России (Łuczycka-Popiel, 1987; Fijałkowski et al., 1990). В то же время в этой субассоциации могут быть достаточно постоянными бореальные виды: *Vaccinium myrtillus* L., *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium, Polytrichum formosum* Hedw., *P. juniperinum* Willd., *Veronica officinalis* L., а из характерных видов ассоциации встречается только *Galium intermedium*. В этой субассоциации F. Swięs (1987) выделяет 6 фаций: *Stellaria holostea, Convallaria majalis, Poa nemoralis* L., *Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus*, типичную, а в субасс. calamagrostidetosum преобладают *Vaccinium myrtillus, Calamagrostis arundi-*

nacea или *C. epigeios* (L.) Roth. В более влажной и богатой субасс. stachyetosum sylvaticae обильны *Stachys sylvatica, Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Phyteuma spicatum* L. и постоянны *Isopyrum thalictroides, Ranunculus lanuginosus* L., *Anemone ranunculoides* L., *Astrantia major* L. (Łuczycka-Popiel, 1987; Wika, 1987). Эта субассоциация богата европейскими видами и несомненно отсутствует на территории России. Как и многие другие лесные ассоциации западноевропейской системы классификации, эта ассоциация очень широка по своей экологической амплитуде и охватывает очень широкий спектр сообщества, значительная часть которого в России не представлена.

Рассматривать леса Польши в рамках одной ассоциации с лесами бассейна р. Вятки недопустимо, какими принципами классификации при этом ни пользоваться. Такие объединения неизбежно затушуют закономерности географической дифференциации растительности. Вряд ли следует относить к асс. Tilio-Carpinetum и широколиственные леса Подмосковья, хотя там еще встречается *Galium intermedium* (Коротков, Морозов, 1988). Западноевропейские геоботаники, использующие флористическую систему классификации, придают большое значение при классификации лесной растительности составу древесного яруса.

Возникает вопрос, не следует ли рассматривать водораздельные дубняки и липняки как одну ассоциацию? Сходство флористического состава весьма высоко, хотя смешанные дубово-липовые древостои в этом регионе и не встречаются. Заманчиво иметь дело с небольшим числом крупных растительных ассоциаций, но далеко не всегда это оправдано. В более южных регионах часто встречаются широколиственные леса со сложным по составу пород древостоем. Н. А. Коновалов (1949) выделял на этом основании дубравы ясеневые, дубравы липово-кленовые, дубравы липовые. Для широколиственных лесов у северной границы их ареала это неприменимо. Кроме того, наш опыт работы с мелколиственными лесами показал, что в ряде случаев возможно объединение в одну ассоциацию сообществ с разными доминирующими видами в древостое, но далеко не всегда. Различия в экологии и средообразующей роли доминантов иногда сказываются очень сильно (Василевич, 2000). В двух-трех близких формациях некоторые ассоциации в циклах можно объединять, а другие нет. Полученная таким путем классификация окажется излишне сложной, а преимущества ее весьма сомнительными.

В поймах Северо-Запада встречается преимущественно дубняк костяничный (Rubo saxatili-Quercetum). В пойменных дубняках р. Вятки в кустарниковом ярусе обильна и постоянна *Viburnum opulus*, но отсутствует *Frangula alnus*, характерная для пойменных дубняков Северо-Запада. Различия по составу травяного яруса очень существенны: на Северо-Западе обильны и постоянны *Rubus saxatilis, Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Convallaria majalis, Lysimachia vulgaris, Filipendula ulmaria*, а в пойме р. Вятки — *Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Vicia sepium, Galium boreale, Glechoma hederacea, Urtica dioica*. Покрытие ландыша и костяники гораздо ниже. Эти сообщества уже никак нельзя рассматривать как одну ассоциацию.

Пойменные липняки Северо-Запада представлены в основном ландышевыми липняками (Convallario-Tilietum). В их травяном ярусе обильны ландыш и орляк, полностью отсутствующие в пойменных липняках бассейна р. Вятки, а также костяника. Там основными видами травяного яруса являются *Urtica dioica, Glechoma hederacea, Rubus saxatilis, Galium boreale, Aegopodium podagraria, Lathyrus vernus, Milium effusum*. Различия пойменных липняков очень существенные.

На водоразделах в обоих регионах преобладают снытевые липняки. Так же как в дубняках, в бассейне р. Вятки отсутствуют *Hepatica nobilis* и *Galeobdolon luteum*, значительно ниже постоянство *Oxalis acetosella*, отсутствует *Maianthemum bifolium*, но выше постоянство *Dryopteris filix-mas, Lathyrus vernus*. Нет оснований говорить о кардинальных отличиях.

Самое существенное, что отличает широколиственные леса Северо-Запада от лесов бассейна р. Вятки, — это позиции и динамические тенденции липы. На Северо-Западе липа и дуб занимают разные экотоны, и нигде липа не вытесняет дуб.

В бассейне р. Вятки липа гораздо более активна и агрессивна, она прекрасно чувствует себя под пологом дуба и постепенно вытесняет его, мешая росту дубового подроста. А. К. Денисов (1965) исследовал возрастную структуру пойменных дубрав, не затронутых рубкой, в Республике Марий Эл. Он пришел к выводу, что такие дубравы поддерживаются и сохраняются путем смены поколений, средняя разница в возрасте между которыми составляет 130—140 лет. Новое поколение формируется под пологом предыдущего достаточно быстро, за 40 лет появляется 85—100 % представителей нового поколения. При неоднократной вырубке пойменной дубравы развивается 2-й ярус липы, который препятствует возобновлению дуба, что при выпасе скота часто приводит к смене дуба липой или осиной (Денисова, 1954).

Названия ассоциаций, характеристика которых дается в этой работе, составлены по правилам, принятым во флористической классификации, но это не означает, что автор во всем следует Кодексу фитоценотической номенклатуры, во многом весьма формальному. Не определено место этих единиц в системе единиц флористической классификации. Это можно будет сделать только после того, как будут детально проанализированы широколиственные леса на всей территории Восточной Европы и будет оценено их сходство и различия с лесами Центральной Европы. До того, как это выполнено, согласно Кодексу, не следует называть выделенные синтаксоны ассоциациями, так как ассоциация должна быть отнесена к определенному союзу, порядку и классу. Эта процедура, на мой взгляд, немного дает для понимания сущности выделенных единиц, но все же такие единицы правильнее рассматривать как «сообщества» (Gesellschaft немецких авторов). Поспешное создание иерархии синтаксонов не приносит удовлетворительных результатов, да и сама иерархия не вполне соответствует многомерной природе варьирования растительности.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 98-04-49925.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С. Растительный покров Окско-Волжского нагорья // Уч. зап. Горьковск. ун-та, 1935. Вып. 1. С. 61—219.

Антонова Л. А. Краткая характеристика лесов Хвалынского лесхоза и основные закономерности их распределения // Уч. зап. Саратовск. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 225—247.

Барабанщиков А. С. Дубовые типы леса Саратовской области // Тр. Саратовск. сельхоз. ин-та. 1968. Т. 18. С. 12—106.

Благовещенский В. В. Лесная растительность Южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью // Уч. зап. Ульяновск. пед. ин-та. 1951. Т. 3. С. 38—92.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. I. Дубовые леса // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 88—101.

Василевич И. П. Пойменные луга окрестностей г. Кирова и пути их улучшения: Автореф. канд. дисс. Киров, 1954. 18 с.

Воротников В. П. Об остепненных дубравах юго-востока Пензенской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. 1986. С. 3—12.

Высоцкий Г. Н. О дубравах Европейской России и их областях // Лесной журн. 1913. Вып. 1—2. С. 158—171.

Горчаковский П. Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М., 1972. 146 с.

Денисов А. К. Пойменные дубравы лесной зоны. М.; Л., 1954. 84 с.

Денисов А. К. Возрастная структура и динамика девственных дубрав // Лесное хозяйство. 1965. № 5. С. 34—36.

Денисов А. К. Дубравы Волго-Вятского района, их геоботанические и исторические особенности // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона. 1987. С. 4—9.

Коновалов Н. А. Очерк широколиственных лесов центральной лесостепи // Уч. зап. Уральского ун-та. 1949. вып. 10. С. 3—63.

Коротков К. О., Морозова О. В. Некоторые лесные сообщества союза Carpinion betuli в Подмосковье. 1988. Рукопись деп. в журн. Биол. науки. 34 с.

Марков М. В. Растительность поймы реки Вятки в нижнем ее течении // Уч. зап. Казанск. ун-та. 1956. Т. 116. Кн. 1. С. 186—190.

Марков М. В., Фирсова М. И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казанского ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5—94.

Норин Б. Н. Некоторые данные о произрастании дуба в Западном Предуралье // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 3. С. 430—437.

Поварницын В. А. О северной границе дуба, орешника и клена в пределах бывшей Вятской губернии // Лесоведение и лесоводство. 1926. Вып. 1. С. 71—76.

Протоклитова Т. Б. Леса южных районов Саратовского правобережья, ботанико-географическая характеристика и возобновление их // Уч. зап. Саратовск. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 248—278.

Ронгинская А. В. Динамические процессы в луговых фитоценозах. Новосибирск. 1988. 159 с.

Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. 1929. С. 86—105.

Фокин А. Д. Северная граница плакорного дуба и орешника в Вятской губернии // Бюл. Гос. почв. ин-та. 1930. № 2. С. 83—104.

Чиркин К. И. Леса Кировской области и их использование. Киров, 1952. 108 с.

Шабалина И. А. Дуб черешчатый в долине р. Вятки // Уч. зап. Кировск. пед. ин-та. 1955. Вып. 9. С. 57—66.

Яковлев Ф. С. Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Нижней Волги // Науч. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та. 1946. Т. 9. С. 40—55.

Fijałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezenwatu Szklarnia // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Krausch H.-D. Die kontinentalen Steppenrasen (Festucetum valesiacae) in Brandenburg // Feddes Repert. Beiheft 139. 1961. S. 167—227.

Łuczycka-Popiel A. Roślinność reserwatu Serniawy w województwe Chełmskiem // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1987. Sect. C. Vol. 42. S. 37—46.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Pań. Wydaw. Naukowe. Warszawa, 1984. 298 S.

Medwecka-Kornaś A. Zespoly leśne i Zaroślowe // Szata roślinna Polski. 1972. Vol. 1. S. 383—441.

Swięs F. Zbiorowiska róslinne rezerwatu Królowa Droga // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1987. Sect. C. Vol. 42. S. 19—36.

Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Jena, 1957. 466 S.

Wika S. Lasy liściaste środkowej części Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej. Cz. 1. Alno-Padion i Carpinion betuli // Bad. fizjogr. nad Polską Zach. 1987. Vol. 38. S. 81—111.

SUMMARY

Oak and lime are the only dominant tree species in nemoral forests in the Vyatka basin. They are distributed in the Vyatka floodplain as far as Kirov city but on upland occur in the southern part of the region only. The lack of nemoral herb species and *Euonymus verrucosa* and *Corylus avellana* in the shrub layer differentiates floodplain forests from upland ones. The former have not their differential species. The upland forests are included in two associations: Aegopodio-Quercetum and Aegopodio-Tilietum. Lime replaces oak in succession in upland and floodplain forests. Glechomo-Quercetum and Rubo saxatili-Tilietum associations are floodplain nemoral forest types.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.252

© М. С. Селина, Г. В. Коновалова

МОРФОЛОГИЯ *ALEXANDRIUM PSEUDOGONYAULAX (DINOPHYTA)* ИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

M.S. SELINA, G.V. KONOVALOVA. MORPHOLOGY OF *ALEXANDRIUM PSEUDOGONYAULAX (DINOPHYTA)* FROM THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток
E-mail marsel@mail.primorye.ru
Поступила 18. 07. 2000

Приведены детальное морфологическое описание и некоторые данные по распространению и экологии *Alexandrium pseudogonyaulax* из Охотского и Японского морей, ранее не известного для морей России.

Ключевые слова: *Dinophyta, Alexandrium pseudogonyaulax*, морфология, Японское море, Охотское море.

Род *Alexandrium* Halim широко распространен в прибрежной зоне морей и океанов, в настоящее время он не известен только в морях Антарктики. Представители этого рода нередко образуют красные приливы в разных районах Мирового океана, иногда приводящие к гибели людей и морских животных. Род включает в себя более 30 видов (Balech, 1995).

Исследование рода *Alexandrium* в дальневосточных морях России было начато нами в конце 1980-х гг. с детального морфологического описания 4 видов *A. excavatum* (Braarud) Balech et Tangen, *A. tamarense* (Lebour) Balech, *A. acatenella* (Whed. et Kof.) Balech, *A. ostenfeldii* (Pauls.) Balech et Tangen, обнаруженных у берегов восточной Камчатки (Коновалова, 1989, 1991; и др.), а затем продолжено описанием вида *A. insuetum* Balech подрода *Gessnerium* (Halim) Balech, найденного в заливе Петра Великого Японского моря (Селина, Коновалова, 1995). В настоящее время в дальневосточных морях России и сопредельных акваториях Тихого океана зарегистрированы 9 видов этого рода, в том числе 1 сомнительный (Коновалова, 1998).

Alexandrium pseudogonyaulax (Biecheler) Horiguchi ex Yuki et. Fukuyo был первоначально обнаружен в прибрежных водах юга Франции и описан B. Biecheler (1952) под названием *Goniodoma pseudogoniaulax*. Впервые комбинация *Alexandrium pseudogonyaulax* была предложена T. Horiguchi в докторской диссертации. Однако она не была принята как не соответствующая требованиям номенклатурного кодекса (Balech, 1995). Позднее K. Yuki и Y. Fukuyo (1992) перевели этот вид в род *Alexandrium* (подрод *Gessnerium*) на законных основаниях в соответствии с критериями отличия родов *Alexandrium* и *Goniodoma* Stein (Balech, 1990; Steidinger, 1990), одновременно исправив ошибку, допущенную Biecheler (1952) в написании видового эпитета.

Настоящая работа представляет морфологическое описание нового для морей России вида *Alexandrium pseudogonyaulax* из Охотского и Японского морей.

Материал и методика

Материалом послужили весенне-осенние сборы фитопланктона из залива Петра Великого Японского моря в 1997—1999 гг. и залива Анива Охотского моря в сентябре 1998 г. Пробы фиксировали раствором Люголя. Материал изучали с помощью светового микроскопа. Подробное изложение методики исследования приведено ранее (Коновалова, 1989). Для определения размеров клетки было измерено по 15 экземпляров из Охотского и Японского морей.

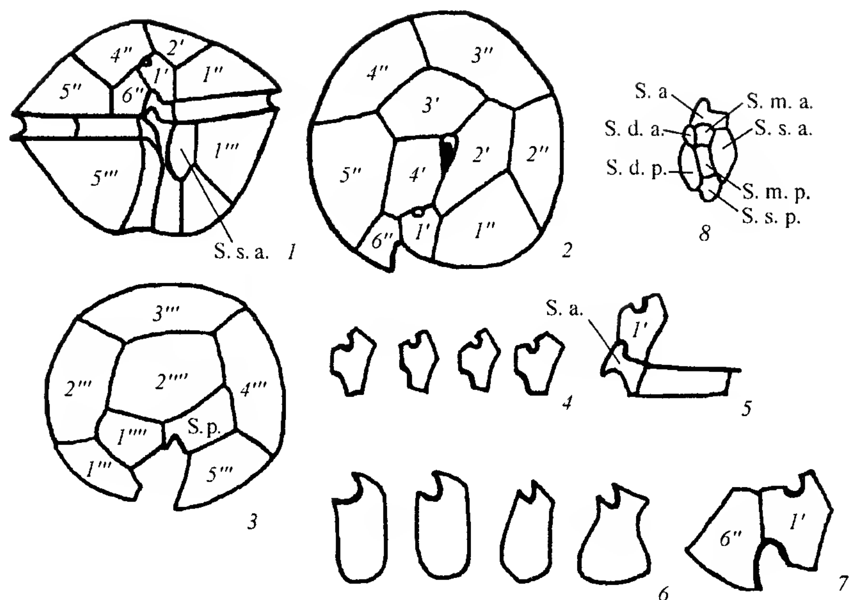
Результаты и обсуждение

Alexandrium pseudogonyaulax (Biecheler) Horiguchi ex Yuki et Fukuyo 1992, p. 398; Balech, 1995, p. 73, pl. 16, fig. 1—18; Yuki, Kobayashi et Fukuyo, 1996, p. 46, fig. 1, 2 — *Goniodoma pseudogoniaulax* Biecheler, 1952, p. 55, fig. XX—XXII.

Клетки одиночные, относительно крупные, имеют неправильную, округло-пятиугольную форму, слегка сплюснуты дорзовентрально (см. рисунок, *1;* таблицу-вклейку, *1, 2*). Ширина клетки немного превосходит длину. Соотношение длины к ширине составляет 0.71—0.93 мкм. Клетки, найденные в Охотском море, несколько крупнее, чем таковые из Японского моря. В Охотском море длина клеток 35—50 (в среднем 40) мкм, ширина — 40—62.5 (49), в Японском море — 32.5—42.5 (в среднем 37.3) и 37.5—50 (43.5) мкм соответственно. Размеры клеток несколько меньше размеров, указанных Balech (1995), но практически совпадают с таковыми из прибрежных вод Японии (Yuki et al., 1996). Эпитека короткая, куполообразная, занимает около 1/3 длины тела (см. рисунок, *1*; таблицу-вклейку, *1, 2*). Гипотека почти трапециевидная, несколько асимметричная, со слабой антапикальной вогнутостью. Ее левая сторона более выпуклая и сильнее выступает на заднем конце. Поясок неглубокий, относительно широкий, нисходящий (влево завитой), со слабо развитой каймой. Борозда не имеет каймы, немного вдается в эпитеку, направляясь косо вправо, и доходит до антапекса. Пластинки теки гладкие, без пор. Многочисленные хлоропласты располагаются радиально от центра к периферии.

Табулярная формула панциря P_0, 4′, 6″, 6c, 5‴, 2⁗, 8 S. Формула эпитеки P_0, 4′, 6″. Апикальная поровая пластинка (P_0) треугольная с округлым левым и спрямленным правым краями, заострена на брюшную сторону (см. рисунок, *2*; таблицу-вклейку, *6*). Апикальная пора в виде запятой с утолщением (callus). На периферии пластинки имеются многочисленные мелкие поры, прикрепляющая пора отсутствует. Первая апикальная пластинка (1′) неправильной 5-угольной формы, расширяющаяся в передней части, ее длина немного превосходит ширину, иногда равняется ей (см. рисунок, *1, 2, 4, 5, 7*; таблицу-вклейку, *4, 5, 10*). Она несколько налегает на пластинки 4′ и 6″. Края пластинки, окаймляющие брюшную пору и прилегающие к S. a., утолщены. Пластинка 1′ не соединяется с поровой пластинкой (см. рисунок, *2*; таблицу-вклейку, *4*), что является отличительной чертой подрода *Gessnerium*. Брюшная пора большая, от полуокруглой до округлой, глубоко вдается в правую сторону пластинки 1′ и слегка в пластинку 4′ (см. таблицу-вклейку, *4*). Вторая апикальная пластинка (2′) наиболее крупная, имеет 5—6-угольную форму (см. рисунок, *2*; таблицу-вклейку, *4, 6*). Среди предпоясковых пластинок выделяется 6″. Она самая маленькая, имеет неправильную 5-угольную форму, ее сторона, прилегающая к передней бороздковой пластинке (S. a.), слабо вогнута и утолщена (см. рисунок, *2, 7*).

Формула гипотеки 5‴, 2⁗. Наиболее крупная из подпоясковых пластинок — 4‴. Обе антапикальные пластинки 5-угольные, но 2⁗ значительно крупнее, чем 1⁗ (см. рисунок, *3*; таблицу-вклейку, *7*). Борозда имеет несколько отличительных черт. Передняя бороздковая пластинка (S. a.) в форме заостренного крючка, имеет в верхней части выступ, вдающийся в эпитеку (см. рисунок, *1, 5, 8;* табл. *4*). Левая передняя бороздковая пластинка (S. s. a.) крупная, 5-угольная, с сильно укрепленным передним и правым краем (см. рисунок, *1, 8*; таблицу-вклейку, *9*). Задняя бороздковая



Строение теки *Alexandrium pseudogonyaulax.*

1 — вид клетки с брюшной стороны; *2* — пластинки эпитеки; *3* — пластинки гипотеки; *4* — вариации первой апикальной пластинки (1′); *5* — пластинки S. a. и 1′; *6* — изменчивость задней бороздковой пластинки (S. p.); *7* — пластинки 6″ и 1′; *8* — пластинки борозды.

пластинка (S. p.) большая, имеет почти прямоугольную или высоко-трапециевидную форму. В верхней части правой стороны имеется глубокая выемка, из-за которой образуется вырост, похожий на усеченный рукав (см. рисунок, *3, 6*; таблицу-вклейку, *7, 8*). Пластинка S. p. имеет характерное боковое расположение относительно второй антапикальной пластинки 2⁗ (см. рисунок, *3*; таблицу-вклейку, *7*). Все остальные пластинки борозды типичные для рода *Alexandrium.*

Вид образует округлые цисты с заметной паратабуляцией, отражающей табуляцию вегетативных клеток (Montresor et al., 1993; Yuki et al., 1996). Нами цисты не наблюдались.

Alexandrium pseudogonyaulax обнаружен в солоноватоводных лагунах юга Франции, Португалии, у берегов Италии, Норвегии, тихоокеанских берегов Японии и во Внутреннем Японском море (Steidinger, Tangen, 1996; Yuki et al., 1996). В дальневосточных морях России вид обнаружен впервые в сентябре 1998 г. в заливе Анива Охотского моря и в июле—сентябре 1999 г. в заливе Петра Великого Японского моря, в диапазоне температур 20.3—23.7 °C. Концентрация клеток, как правило, невысокая. Максимальная плотность популяции (5600 кл/л) была отмечена в августе в заливе Петра Великого при температуре 23.7 °C.

Сравнительно недавно установлено, что вид токсичен (Steidinger, Tangen, 1996).

Alexandrium pseudogonyaulax принадлежит к подроду *Gessnerium,* который объединяет 9 видов. До настоящего исследования в дальневосточных морях России был отмечен только 1 вид этого подрода — *A. insuetum* (Селина, Коновалова, 1995). В этом подроде наиболее сходны друг с другом 4 вида: *A. pseudogonyaulax, A. taylori* Balech, *A. margalefi* Balech и *A. hiranoi* Kita et Fukuyo (Balech, 1995). Эти виды имеют относительно тонкую и гладкую теку, заметную брюшную пору, удлиненную и скошенную S. p. пластинку. *A. pseudogonyaulax* легко отличается от первых 2 видов формой клетки, расположением брюшной поры и строением S. p. пластинки. Этот вид имеет наиболее значительное сходство с *A. hiranoi.* Считалось, что *A. hiranoi* отличается от *A. pseudogonyaulax* овальной формой клетки, более стройной первой

апикальной пластинкой и круглой брюшной порой, вдающейся как в первую 1′, так и в четвертую 4′ апикальные пластинки. Однако более поздние исследования показали, что у *A. pseudogonyaulax* брюшная пора может быть почти круглой и вдаваться как в пластинку 1′, так и в пластинку 4′; длина 1′ может превышать ширину или равняться ей (Yuki et al., 1996). Поэтому наиболее значимым и надежным критерием различия этих 2 видов является форма клетки. У *A. pseudogonyaulax* она широко линзовидная, ширина клетки превосходит длину, а у *A. hiranoi* — овальная, длина тела превосходит щирину (Yuki et al., 1996). Наши исследования полностью подтверждают заключение японских коллег. Все наблюдаемые нами клетки имели неправильную округло-пятиугольную форму, длина 1′ в большинстве случаев превышала ее ширину, и брюшная пора в ряде случаев была почти круглой и слегка вдавалась в 4′. К сожалению, мы не наблюдали цист, которые также могут служить важным таксономическим критерием для идентификации этого вида (Montresor et al., 1993). По форме клетки *A. pseudogonyaulax* наиболее похож на *A. satoanum* Yuki et Fukuyo, у которого длина клетки также превосходит ширину, но клетки у последнего вида имеют более угловатую форму (Yuki, Fukuyo, 1992). К тому же все видоспецифичные пластинки *A. pseudogonyaulax* легко отличаются от аналогичных пластинок *A. satoanum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium (Dinophyta)* из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii (Dinophyta)* из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Селина М. С., Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium insuetum (Dinophyta)* из залива Петра Великого (Японское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 86—90.

Balech E. A short diagnostic description of *Alexandrium* // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Graneli, B. Sundström, L. Edler, D. M. Anderson. N. Y., 1990. P. 77—78.

Balech E. The genus *Alexandrium* Halim (*Dinoflagellata*). Sherkin Island, Ireland, 1995. 151 p.

Biecheler B. Recherches sur les Peridiniens // Bull. Biol. France Belgique, Suppl. 1952. Vol. 36. P. 1—149.

Montresor M., Zingone A., Marino D. The paratabulate resting cyst of *Alexandrium pseudogonyaulax (Dinophyceae)* // Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea / Ed. by T. J. Smayda, Y. Shimizu. N. Y., 1993. P. 159—164.

Steidinger K. A. Species of the *tamarensis / catenella* group of *Gonyaulax* and the fucoxanthin derivative-containing gymnodinioids // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler, D. M. Anderson. N. Y., 1990. P. 11—16.

Steidinger K. A., Tangen K. Dinoflagellates // Identifying marine diatoms and dinoflagellates / Ed. C. R. Tomas. San Diego, 1996. P. 387—584.

Yuki K., Fukuyo Y. Alexandrium satoanum sp. nov. (*Dinophyceae*) from Matoya Bay, central Japan // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 395—399.

Yuki K., Kobayashi S., Fukuyo Y. The cate and cyst forms of *Alexandrium pseudogonyaulax Dinophyceae*) from Japanese coastal waters // Bull. Plankton Soc. Japan, 1996. Vol. 43. N 1. P. 46—50.

SUMMARY

Morphological characteristics of *Alexandrium pseudogonyaulax* from the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk are given. The vegetative cells were observed from July to September to be in low concentration at water temperature 20.3—23.7 °C. The maximum concentration (5600 cells/l) was recorded in August 1999 in the Peter the Great Bay of the Sea of Japan. This is the first record of occurrence of *A. pseudogonyaulax* in the seas of Russia.

УДК 574.583(285.2) : 581

© О. А. Ляшенко

ПЛАНКТОННАЯ АЛЬГОФЛОРА ИВАНЬКОВСКОГО И УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

O. A. LYASHENKO. PLANKTON ALGAL FLORA OF THE IVANKOVO AND THE UGLITCH RESERVOIRS

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
E-mail: lyashenk@ibiw.yaroslav.ru
Поступила 16.03.2000

Изучен фитопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ. Составлены списки, включающие соответственно 480 и 415 видов и внутривидовых таксонов водорослей. Проведен сравнительный анализ планктонных альгофлор, показавший значительное сходство таксономического состава и количественных показателей развития водорослей. Различия обусловлены гидрологическими особенностями водоемов и уровнем их трофии.

Ключевые слова: фитопланктон, Иваньковское водохранилище, Угличское водохранилище, таксономический анализ, численность, биомасса.

Иваньковское и Угличское водохранилища были образованы в 1937 и 1940 гг.

Иваньковское водохранилище — водоем сложной конфигурации площадью 327 км^2, условно разделенный на 3 плеса, имеющие различные гидрологические характеристики (Волжский, Иваньковский и Шошинский). Угличское водохранилище — водоем руслового типа площадью 249 км^2, не дифференцированный на плесы, со слабо развитой береговой линией и невысокой береговой приточностью (Волга..., 1978).

Изучение планктонной альгофлоры водохранилищ было начато вскоре после их образования. Первые сведения о фитопланктоне Иваньковского водохранилища относятся к 1937 г. (Неизвестнова-Жадина, 1941). В обоих водохранилищах планктонные водоросли изучались в 1954—1956 гг. (Буторина, 1961, 1966), а также в 1970—1975 гг. (Лаврентьева, 1977; Волга..., 1978). В альгологическом отношении Иваньковское водохранилище изучено значительно лучше Угличского. Исследования иваньковского фитопланктона проводились в 1958 г. (Пырина, 1966) и в 1967—1979 гг., тогда детально обследовали мелководья и изучали влияние на фитопланктон подогретых вод Конаковской ГРЭС (Кузьмин, Девяткин, 1975; Иваньковское..., 1978; Елизарова, 1979; Гурова и др., 1983). По результатам исследований был опубликован список планктонных водорослей водохранилища, включающий 611 таксонов рангом ниже рода (Иваньковское, 1978). В Угличском водохранилище по относительно небольшому объему данных сезонных наблюдений 1954—1956 гг. было обнаружено 168 таксонов (Буторина, 1966).

На первом этапе исследований бытовало мнение, что угличский фитопланктон представляет собой обедненный в таксономическом и количественном отношении фитопланктон вышележащего Иваньковского водохранилища (Гусева, 1955). При более детальных исследованиях Г. В. Кузьминым было показано, что непосредственное влияние иваньковского фитопланктона сказывается только в пределах верхнего участка Угличского водохранилища, а далее фитопланктон приобретает специфические для данного водоема структуру доминирующих комплексов и количественные показатели развития (Волга..., 1978).

По биомассе фитопланктона и содержанию в нем хлорофилла Угличское водохранилище характеризуется как мезотрофный водоем (Ляшенко, 1988, 1989). Показатели количественного развития фитопланктона в Иваньковском водохранилище выше, чем в Угличском. По содержанию хлорофилла оно достигает уровня эвтрофных водоемов, хотя по биомассе фитопланктона так же характеризуется, как мезотрофное. К эвтрофным по всем показателям можно отнести только Шошинский плес (Ляшенко, 1999).

Целью настоящей работы была характеристика планктонных альгофлор водохранилищ на основании данных многолетних наблюдений и их сравнительный анализ.

Материал и методы

Для количественного сравнения флор необходимо соблюдение нескольких основополагающих условий: сопоставимость площадей территорий, их ограниченный размер и высокая степень флористической изученности (Шмидт, 1980). Для сравнения планктонных альгофлор необходимы сходные стадии сезонной сукцессии. Материалы по сравниваемым водоемам вполне отвечали данным требованиям. Планктонные водоросли обоих водохранилищ изучали синхронно в разные периоды сезонной сукцессии в течение безледного периода с мая по октябрь в 1985—1988 гг., в сентябре в 1994 г., июле и октябре в 1995 г. Вполне сопоставим был также и размер выборок, число проб и объем анализируемого материала.

Фитопланктон концентрировали методом прямой фильтрации последовательно через мембранные фильтры № 6 и 5 (Мытищи), фиксировали уксусно-иодо-формалиновым фиксатором, его численность и биомассу определяли счетно-объемным методом (Методика..., 1975). Подсчет водорослей проводился в камере типа «Учинская» объемом 0.01 мм^3 под световым микроскопом «Ergaval» (объектив с 40-кратным, окуляры — с 16-кратным увеличением). Просматривали качественные нефиксированные пробы. Для определения диатомовых водорослей изготовляли постоянные препараты, полученные в результате обработки фиксированного материала хромпиком с последующим отмыванием осадка посредством центрифугирования. Нанесенный на покровное стекло высушенный осадок помещали в анилиново-формальдегидную среду Эльяшева (Диатомовые..., 1974). Препараты просматривали под тем же микроскопом, используя 100-кратный объектив с масляной иммерсией.

Всего обработано 290 количественных проб фитопланктона. По результатам их обработки была создана база данных, содержащая сведения о численности и биомассе планктонных водорослей. Таксономический список планктонной альгофлоры, полученный на основании базы данных, был дополнен видами, выявленными в качественных пробах.

Для сравнения таксономического состава альгофлор использован коэффициент Съеренсена-Чекановского (Шмидт, 1980). Под встречаемостью вида понимается отношение числа проб, в которых он отмечен, к общему числу проанализированных проб. Показателем обилия вида по численности (ПО(ч)) и по биомассе (ПО(б)) называется отношение суммарной численности (биомассы) данного вида во всех пробах к общей численности (биомассе) фитопланктона во всех пробах. Доминирующим считался вид, ПО(ч) или ПО(б) которого составили более 0.1. Под среднепопуляционной численностью (биомассой) вида понимается отношение его суммарной численности (биомассы) к числу проб, в которых этот вид был отмечен.

Результаты и их обсуждение

Всего в планктоне Иваньковского водохранилища было обнаружено 480, а Угличского — 415 видов и внутривидовых таксонов, из них соответственно 371 и 323 вида (табл. 1), 305 таксонов водорослей (из них 247 видов) являются общими для обоих водохранилищ, что составляет более 60 % всех водорослей Иваньковского и более 70 % Угличского водохранилища. Коэффициент таксономического сходства Съеренсена-Чекановского для планктонных альгофлор этих водоемов составил 0.71, а коэффициент ранговой корреляции Кендэла, используемый для сравнения флор (Шмидт, 1980), на уровне отделов был еще выше — 0.89.

В обоих водохранилищах таксономически наиболее разнообразны зеленые водоросли, далее следуют диатомовые и синезеленые (табл. 1). Общими для обоих водохранилищ являются 120 видов, а в целом — 143 таксона зеленых водорослей рангом ниже рода, что составляет 64 % их таксономического состава в Иваньковском и 71 % — в Угличском водохранилищах. В обоих водоемах основу разнообразия зеленых (76—77 % видовых и внутривидовых таксонов) составляют водоросли порядка *Chlorococcales*.

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав планктонной альгофлоры Иваньковского и Угличского водохранилищ

Отдел	Число родов		Число видов		Число внутривидовых таксонов		Всего таксонов, включая идентифицированные до рода		S
	И	У	И	У	И	У	И	У	
Cyanophyta	13	13	46	34	8	7	63	50	0.8
Chrysophyta	8	8	18	18	1	0	25	21	1
Xanthophyta	7	2	12	8	1	0	15	9	0.50
Bacillariophyta	30	27	70	71	10	12	93	94	0.78
Dinophyta	4	4	8	6	0	0	10	9	0.71
Cryptophyta	3	3	10	10	1	1	13	13	1
Euglenophyta	3	4	28	14	5	4	35	20	0.43
Chlorophyta	70	67	177	162	20	13	226	199	0.71
Всего	138	128	371	323	46	37	480	415	0.71

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: И — Иваньковское, У — Угличское, S — коэффициент Съеренсена-Чекановского.

Среди зеленых водорослей наиболее флористически насыщенным в обоих водохранилищах является род *Scenedesmus*, представители которого составляют 21 и 16 % их таксономического списка, далее следуют роды *Pediastrum* и *Closterium* (табл. 2).

Доля общих видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей в 2 водохранилищах составляет более 70 %. Преобладают представители порядка *Raphales*, который состоит преимущественно из факультативных планктеров — представителей бентосной и эпифитной альгофлоры. Они составляют более 50 % таксономического списка диатомовых в обоих водохранилищах. Наиболее разнообразные роды диатомовых (*Nitzschia* и *Fragilaria*) включают соответственно в Иваньковском — 16—14 % и в Угличском — 14—28 % видов и разновидностей диатомовых.

ТАБЛИЦА 2

Спектр наиболее таксономически насыщенных родов планктонной альгофлоры Иваньковского и Угличского водохранилищ

Род	Число видов		Число таксонов рангом ниже рода	
	И	У	И	У
Anabaena Bory	6	7	9	11
Closterium Nitzsch.	9	6	9	9
Fragilaria Lyngb.	7	11	13	26
Microcystis Kütz.(Elenk.)	6	4	10	8
Nitzschia Hass.	12	11	16	14
Oscillatoria Vauch.	7	6	10	7
Pediastrum Meyen	6	6	9	9
Phacus Dujardin	9	4	12	5
Scenedesmus Meyen	33	28	49	33
Trachelomonas Ehr.	15	7	18	11

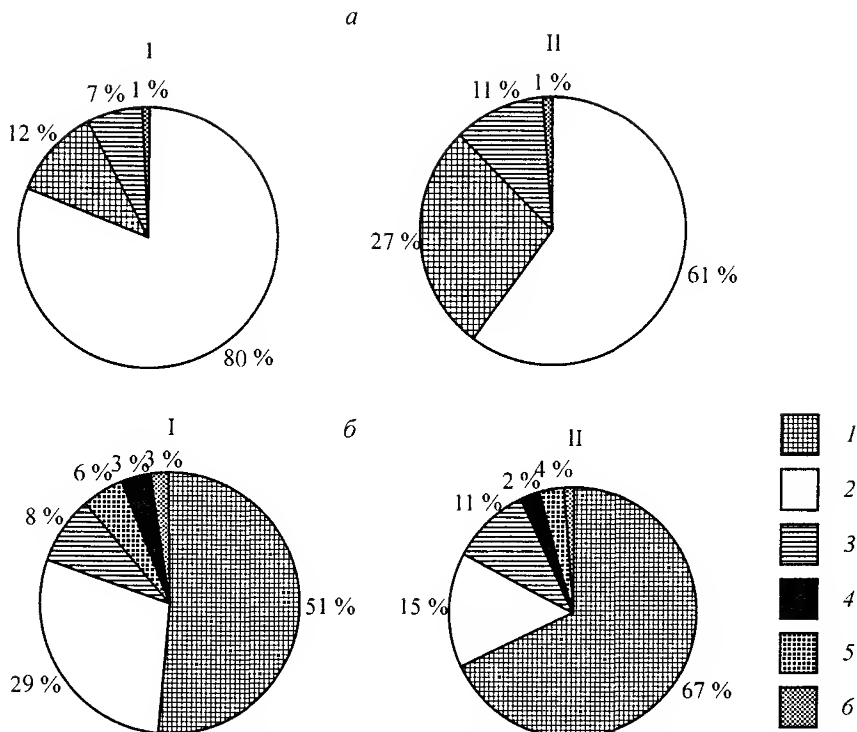


Рис. 1. Доля водорослей различных отделов в общей численности и биомассе фитопланктона Иваньковского (I) и Угличского (II) водохранилищ.

а — численность, б — биомасса. *1* — *Bacillariophyta*, *2* — *Cyanophyta*, *3* — *Chlorophyta*, *4* — *Cryptophyta*, *5* — *Dinophyta*, *6* — прочие.

Общими для водохранилищ являются 32 вида синезеленых водорослей, а всего 42 таксона рангом ниже рода, что составляет 84 % их общего числа в Угличском водохранилище и только 67 % — в Иваньковском. Таксономическое разнообразие синезеленых выше в Иваньковском водохранилище в основном за счет водорослей порядка *Oscillatoriales*. Синезеленые в планктоне водохранилищ представлены также порядками *Chroococcales* и *Nostocales*, водоросли порядка *Chroococcales* составляют 41—44 % видов и внутривидовых таксонов синезеленых. Наиболее разнообразные роды: *Anabaena*, *Microcystis*, *Oscillatoria* — включают от 14 до 20 % общего числа таксонов синезеленых водорослей рангом ниже рода.

Внутриродовое разнообразие, как правило, выше в планктонной альгофлоре Иваньковского водохранилища. Исключение составляет род *Fragilaria*, имеющий наибольшее таксономическое разнообразие именно в Угличском водохранилище (табл. 2). Эвгленовые водоросли, несмотря на относительно невысокое разнообразие в обоих водоемах, включают в себя представителей 2 родов — *Phacus* и *Trachelomonas*, которые входят в число наиболее таксономически насыщенных (табл. 2). Наибольшее сходство характерно для золотистых водорослей, где все виды являются общими для водохранилищ, а общие виды и внутривидовые таксоны в сумме составляют 76 % в Иваньковском водохранилище и 90 % — в Угличском.

В планктонной альгофлоре обоих водоемов численно преобладают синезеленые водоросли, особенно велико их содержание в Иваньковском водохранилище (рис. 1, а), что непосредственно связано с массовым развитием этих водорослей в эвтрофном Шошинском плесе. По биомассе главным структурообразующим компонентом планктонных альгоценозов этих водоемов являются диатомовые, их процентное содержание наиболее велико в фитопланктоне Угличского водохранилища (рис. 1, *б*). В то

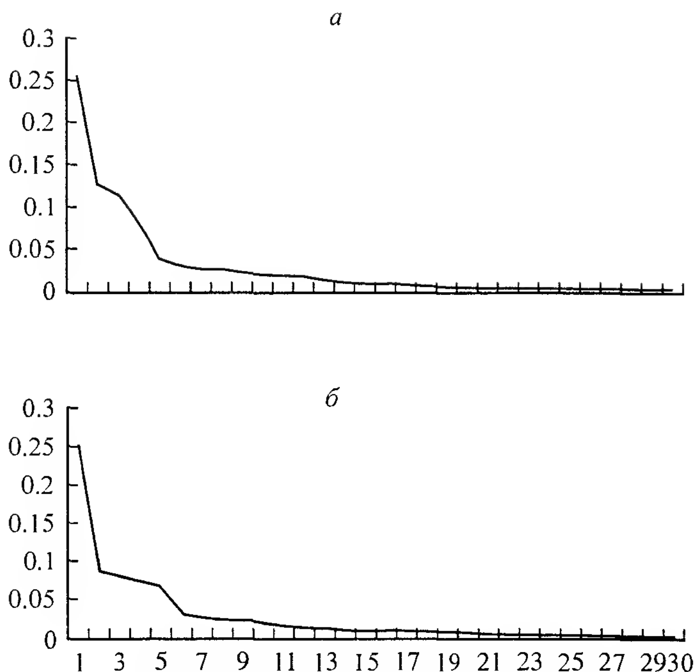


Рис. 2. Показатели обилия (по биомассе) водорослей фитопланктона Иваньковского (*а*) и Угличского (*б*) водохранилищ.

По оси абсцисс — порядковые номера 30 водорослей с наибольшими значениями ПО^б, расположенных в порядке убывания ПО^б; по оси ординат — величины ПО^б.

же время в биомассе фитопланктона Иваньковского водохранилища почти в 2 раза больше процентное содержание синезеленых, а также значительно выше, чем в Угличском, доля криптомонад, что, вероятно, также обусловлено большей степенью эвтрофированности этого водохранилища.

Водоросли, найденные в обоих водоемах, составляют более 97 % численности и биомассы фитопланктона. Если количественные показатели их развития использовать для расчета коэффициента Сьеренсена-Чекановского, он будет равняться 0.99. Различия альгофлор в большей степени проявляются при оценке сходства количественного развития отдельных водорослей. Так, коэффициенты ранговой корреляции Кендэла, рассчитанные на основании показателей обилия (ПО(ч) и ПО(б)) общих для водохранилищ водорослей, составившие соответственно 0.65 и 0.56, достоверны, но невысоки.

ТАБЛИЦА 3

Среднее содержание доминирующих родов водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона Иваньковского и Угличского водохранилищ

Род	Доля			
	от численности, %		от биомассы, %	
	И	У	И	У
Aphanizomenon Morr.	3.2	17.8	1.9	24.0
Aulacosira Thw.	5.4	11.0	25.4	35.2
Oscillatoria Vauch.	68.8	8.4	25.6	1.5
Sceletonema Grev.	1.9	9.3	2.9	7.7
Stephanodiscus Ehr.	3.5	4.8	15.0	12.9

ТАБЛИЦА 4

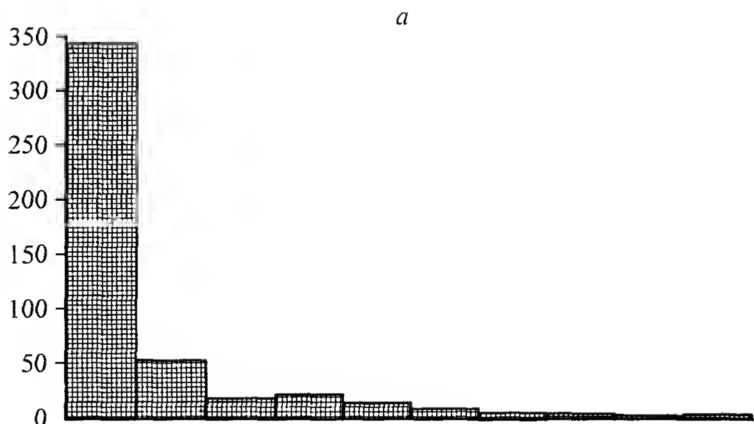
Среднепопуляционные значения численности и биомассы доминирующих видов фитопланктона Иваньковского и Угличского водохранилищ (под чертой — максимальные величины численности и биомассы)

Вид	Численность тыс. кл/л		Биомасса, мг/л	
	И	У	И	У
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs.	1301 / 18535	3146 / 150880	0.10 / 1.54	0.30 / 14.71
Aulacosira ambigua (Grun.) Sim.	600 / 13338	305 / 3300	0.31 / 5.6	0.18 / 1.39
A. granulata (Ehr.) Sim.	478 / 5400	616 / 6290	0.34 / 3.69	0.57 / 5.71
Cryptomonas sp. sp.	68 / 1700	33 / 400	0.11 / 3.13	0.05 / 1.05
Cyclostephanos invisitatus (Horn et Hell.) Ter. et Stoer. et Hakanss.	126 / 2720	284 / 5400	0.05 / 0.89	0.11 / 1.99
Oscillatoria agardhii Gom.	28727 / 346125	4014 / 62380	1.37 / 17.40	0.20 / 3.08
Sceletonema subsalsum (Cleve-Euler) Bethge	539 / 12075	740 / 7102	0.10 / 2.55	0.19 / 3.57
Stephanodiscus agassizensis Hakansson et Kling	43 / 480	29 / 342	0.12 / 0.76	0.08 / 0.4
S. hantzschii Grun.	177 / 2998	135 / 1890	0.23 / 2.77	0.20 / 3.48
S. minutulus (Kütz.) Cleve et Möller	1138 / 16711	438 / 3210	0.25 / 4.52	0.13 / 0.99

90 % общей численности и биомассы фитопланктона приходится на долю 30 видов водорослей, при этом 10 наиболее интенсивно вегетирующих видов формируют 70—80 % общей численности и биомассы. Характер распределения показателей обилия водорослей в обоих водохранилищах чрезвычайно сходен (рис. 2). Несколько выше в Иваньковском водохранилище только концентрация биомассы у 3 наиболее массовых видов — *Oscillatoria agardhii, Aulacosira granulata* и *A. ambigua* (50 %), тогда как в Угличском на долю видов с максимальными ПО (6) — *Aulacosira granulata, A. ambigua* и *Aphanizomenon flos-aquae* — приходится только 42 % общей биомассы.

Водоросли 5 доминирующих родов (табл. 3) составляют более 50 % общей численности фитопланктона в Угличском водохранилище и 83 % — в Иваньковском, в котором особенно велика доля водорослей рода *Oscillatoria*. Содержание водорослей доминирующих родов в общей биомассе фитопланктона водохранилищ превышает 70 %, в обоих водоемах наиболее высока доля представителей рода *Aulacosira*, а в Иваньковском водохранилище — также рода *Oscillatoria*.

Среднепопуляционные величины численности и биомассы доминантов фитопланктона служат хорошим показателем роли этих водорослей в функционировании планктонных альгоценозов водоемов. Так, в Угличском водохранилище они выше у диатомовых рода *Aulacosira*, а в Иваньковском — у рода *Stephanodiscus*. Среднепопуляционные величины численности и биомассы *Sceletonema subsalsum* почти вдвое выше в Угличском водохранилище. В наибольшей степени эти показатели различаются у синезеленых водорослей. Так, у *Oscillatoria agardhii* в Иваньковском водохранилище они почти в 7 раз выше, чем в Угличском (табл. 4). Степень количест-



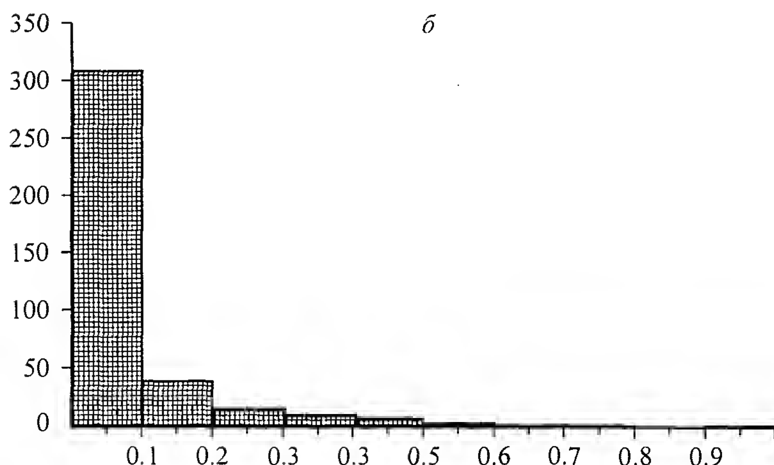


Рис. 3. Распределение частот встречаемости водорослей фитопланктона Иваньковского (*а*) и Угличского (*б*) водохранилищ.

По оси абсцисс — классы встречаемости; по оси ординат — число таксонов рангом ниже рода.

венного развития водорослей хорошо отражает различия в степени эвтрофированности водоемов — в Иваньковском водохранилище преимущественное развитие имеют доминанты более эвтрофных вод.

Распределение водорослей по встречаемости в обоих водохранилищах также весьма сходно: более 80 % водорослей имеют встречаемость до 0.2, 72 % — до 0.1 (рис. 3). Таким образом, абсолютное большинство видов водорослей в обоих водоемах можно считать редкими. К наиболее часто отмечаемым (со встречаемостью более 0.8) в обоих водохранилищах относится менее 1 % водорослей. Распределение числа видов и внутривидовых таксонов в различных классах встречаемости в целом соответствует закономерности, установленной для наземных растительных сообществ (Грейг-Смит, 1967), однако не отмечается увеличения числа таксонов в классах с встречаемостью более 0.8. Коэффициент корреляции между встречаемостью общих для обоих водохранилищ водорослей составил 0.89, что является еще одним показателем сходства их планктонных альгоценозов.

К наиболее часто встречаемым в обоих водоемах водорослям, кроме доминантов (табл. 4), относятся разнообразные представители зеленых хлорококковых водоро-

елей — *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., *M. contortum* (Thur.) Kom.-Legn., *Scenedesmus armatus* Chod., *S. communis* Hegewald., *S. spinosus* Chod., *Didymocystis planctonica* Korsch., *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schroed.) Lemm., *Pediastrum duplex* Meyen, а также диатомовая водоросль *Asterionella formosa* Hass.

Выводы

Альгофлоры планктона Иваньковского и Угличского водохранилищ характеризуются значительным сходством таксономического состава, а также сходным характером распределения разнообразия как на уровне отделов (в обоих водоемах наибольшим числом таксонов представлены зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли), так и на уровне родов (наиболее насыщены таксономически роды *Scenedesmus, Fragilaria, Trachelomonas, Phacus* и т. д.).

Количественные показатели развития водорослей также свидетельствуют о высокой степени сходства планктона водохранилищ. Численно в обоих водоемах преобладают синезеленые водоросли, по биомассе доминируют диатомовые. В фитопланктоне Иваньковского водохранилища значительно больше доля синезеленых водорослей и криптомонад, а доля диатомовых водорослей максимальна в Угличском водохранилище.

В обоих водохранилищах основу численности и биомассы фитопланктона составляет группа доминантов, сходная по составу, в то же время в Иваньковском водохранилище выше показатели обилия и среднепопуляционные величины численности и биомассы водорослей родов *Stephanodiscus, Cryptomonas, Oscillatoria agardhii,* а в Угличском — видов *Aulacosira, Aphanizomenon flos-aquae, Sceletonema subsalsum.*

Основные различия 2 альгофлор, вероятно, обусловлены гидрологическими и трофическими особенностями водохранилищ. Так, в гидрологически дифференцированном Иваньковском водохранилище выше таксономическое разнообразие планктонной альгофлоры, а более высокая по сравнению с Угличским степень евтрофированности Иваньковского водохранилища способствует более интенсивному развитию в нем видов, характерных для евтрофных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторина Л. Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1961. Вып. 4 (7). С. 20—33.

Буторина Л. Г. Фитопланктон Угличского водохранилища в 1954—1956 гг. // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966. С. 36—42.

Волга и ее жизнь / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Л., 1978. 350 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.

Гурова Л. А., Тарасенко Л. В., Кудинов М. Ю. Многолетние изменения планктонных и донных сообществ Иваньковского водохранилища // Тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 202. С. 25—42.

Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (Сезонная динамика и распределение его основных групп) // Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР. 1955. Вып. 2. С. 5—53.

Диатомовые водоросли СССР / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1974. Т. 1. 403 с.

Елизарова В. А. Состав и биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1979. Вып. 42 (45). С. 43—55.

Иваньковское водохранилище и его жизнь / Под ред. Н. В. Буторина. Л., 1978. 304 с.

Кузьмин Г. В., Девяткин В. Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1975. Вып. 30 (33). С. 5—31.

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. 168 с.

Ляшенко О. А. О фитопланктоне Угличского водохранилища // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1988. № 80. С. 17—21.

Ляшенко О. А. Фитопланктон и содержание хлорофилла *a* в Угличском водохранилище // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1989. № 83. С. 8—12.

Ляшенко О. А. Фитопланктон и содержание хлорофилла как показатели трофического статуса Иваньковского водохранилища // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. № 1. С. 81—89.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М., 1975. 240 с.

Неизвестнова-Жадина Е. С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. // Тр. ЗИН АН СССР. 1941. Т. 7. Вып. 1. С. 170—192.

Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Тр. ИБВВ АН СССР. 1966. Вып. 13 (16). С. 249—270.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

SUMMARY

On the basis of long-term investigations of phytoplankton in the Ivankovo and the Uglitch reservoirs the checklists were made, containing 480 and 415 algae species and intraspecific taxa respectively. A comparative taxonomic analysis of the algal flora was conducted and has shown a significant similarity of both laxonomic composition and indices of quantitative development of algae. The distinctions are caused by hydrologic features of the waterbodies and their trophic status.

УДК 582.26 (571.65) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© **В. Г. Харитонов**

ДИАТОМОВЫЕ (*BACILLARIOPHYTA*) ТЕХНОГЕННЫХ ВОДОТОКОВ КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

V. G. KHARITONOV. DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) OF TECHNOGENOUS WATERCOURSES OF THE KOLYMA RANGE

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан
Поступила 18.04.2000

Впервые приводится список видовых и внутривидовых таксонов (390) диатомовых водорослей, выявленных в техногенных водотоках Колымского нагорья. Обсуждаются вопросы, связанные с сезонной динамикой развития диатомовых сообществ в условиях повышенной мутности, обусловленной как природными, так и антропогенными факторами. Показано, что особую опасность для процесса послепаводочного восстановления реофильных альгоценозов представляют взвешенные вещества глинистой фракции.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, взвешенные вещества, техногенные водотоки, Колымское нагорье.

Исследование выполнено в рамках экологического мониторинга состояния реофильных фитосообществ небольших рек и ручьев в зоне активной деятельности золотопромышленности.

Цель работы — выявление комплекса диатомовых водорослей техногенных (вовлеченных в технологический процесс добычи рассыпного золота) водотоков Колымского нагорья, изучение особенностей сезонной динамики сообществ диатомовых этих водотоков в условиях повышенной мутности.

Материал и методика исследований

Материалом являлись 435 проб фитообрастаний, собранных в 1994—1996 гг. более чем в 50 техногенных водотоках Колымского нагорья. На большинстве рек и ручьев были проведены разовые сборы и наблюдения. Мониторинговые работы велись

ТАБЛИЦА 1

Таксономическое разнообразие фитобентоса обследованных водотоков

Таксоны	Р. Берелех		Р. Джелгала	Ручей Контактовый	Прочие водоемы	Всего		
	ручей 1	ручей 2				родов	видов	внутривидовых таксонов
Cyanophyta	4	6	14	7	21	17	29	38
Chrysophyta	1	1	1	1	2	2	3	3
Bacillariophyta	120	110	153	261	128	36	216	310
Xantophyta	2	2	1	2	2	1	2	2
Pyrrophyta	1	1	1	1	1	1	1	1
Euglenophyta	1	1	1	1	1	1	1	1
Chlorophyta	5	3	4	3	20	22	32	34
Rhodophyta	—	—	1	1	—	1	1	1
Всего	134	124	176	277	175	81	285	390

в бассейнах рек Берелех и Джелгала (притоки Колымы), а также в ручье Контактовом. В бассейне р. Берелех материал отбирался на 2 безымянных ручьях, долины которых были в равной степени переработаны старателями, и основное различие между ними заключалось в крупности минеральных частиц складированных вскрышных пород. На одном ручье в них больше содержалось частиц песчанистой фракции, на другом — глинистой. В верховьях р. Джелгала твердый сток был песчанистого типа, в низовьях — преобладали глинистые фракции. Ручей Контактовый, бассейн которого расположен в центре Верхнеколымского нагорья, выбран нами в качестве модельной экосистемы, находящейся в «исходном состоянии». Вышеуказанные водотоки сопоставимы по длине, извилистости, перепаду высот, размерам водосборных площадей (Водотоки..., 1991). Их питание осуществляется в основном за счет атмосферных осадков. Для них характерны многочисленные летне-осенние паводки (5—8) и крайне неравномерное распределение годового стока. Изучение химического состава стока в бассейне ручья Контактового проводилось почти 50 лет (Материалы..., 1969—1997) и отражает общий для Верхней Колымы характер растворения и выноса солей с водосборных площадей природных горных водотоков. Анализ и химический состав отходов промышленных установок на каждом из ручьев или химико-минералогический состав вскрышных пород в том или ином бассейне изложены в литературе (Зубченко, Сулин, 1980).

В бассейнах исследованных водотоков повсеместно преобладают те же типы подстилающей поверхности, что и в бассейне ручья Контактового (Королев, 1985): гольцы (каменистые осыпи и россыпи, лишенные растительного покрова); горные тундры всех типов; заросли кедрового стланика (по южным склонам и водоразделам); лиственничные сфагново-лишайниковые редколесья северных склонов; долинные редколесья, заболоченные редины и болота; редкостойные закустаренные леса, в том числе пойменные.

В период наблюдений (1994—1996 гг.) в составе реофильного фитобентоса было зарегистрировано 390 видовых и внутривидовых таксонов водорослей (табл. 1). Наибольшим разнообразием (310 форм) отличались диатомовые, среди которых преобладали представители порядка *Raphales* (241), класса *Pennatophyceae*. Виды и разновидности класса *Centrophyceae* (16 форм), такие как *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Cyclotella antigua* W. Sm., *C. frigida* A. Cl., *C. kuetzingiana* var. *radiosa* Fricke, *C. meneghiniana* Kütz., *C. radiosa* var. *oligactis* (Ehr.) Grun., *C. stelligera* Cl. et Grun., *Melosira dickiei* (Thw.) Kütz., *M. varians* Ag., *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *A. distans* (Ehr.) Sim. var. *distans*, *A. distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim., *A. epidendron*

(Ehr.) Crawford, *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *A. lyrata* (Ehr.) Ross, для сообществ реофильного фитобентоса не характерны и в водоток попадают с прилежащих водосборных участков.

Большинство выявленных представителей порядка *Araphales* (53 формы) являются типичными обитателями ритрали.

Практически повсеместно встречаются: *Fragilaria alpestris* Krasske; *F. bicapitata* Mayer; *F. bidens* Heib.; *F. brevistriata* Grun.; *F. capucina* Desm. var. *capucina; F. capucina* var. *acuta* (Ehr.) Rabenh.; *F. capucina* var. *lanceolata* Grun.; *F. capucina* var. *mesolepta* Rabenh.; *F. constricta* Ehr.; *F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun.; *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun.; *F. fragilarioides* (Grun.) Choln.; *F. heidenii* Ostr.; *F. lapponica* Grun., *F. leptostauron* (Ehr.) Hust.; *F. nitzschioides* Grun.; *F. pinnata* Ehr.; *F. vaucheriae* (Kütz.) Peters. var. *vaucheriae*; *F. vaucheriae* var. *capitellata* (Grun.) Ross; *F. virescens* Ralfs var. *virescens*; *F. virescens* var. *mesolepta* (Rabenh.) Schönf.; *Synedra acus* Kütz.; *S. amphicephala* Kütz. var. *amphicephala; S. amphicephala* var. *pusilla* A. Cl.; *S. incisa* Boyer; *S. minuscula* Grun.; *S. parasitica* (W. Sm.) Hust. var. *parasitica; S. parasitica* var. *subconstricta* (Grun.) Hust.; *S. rumpens* Kütz.; *S. tenuissima* (Kütz.) Kütz.; *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna; S. ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.; *S. ulna* var. *contracta* Ostr.; *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. var. *arcus; H. arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Patr.; *H. arcus* var. *linearis* (Holmh.) Ross. f. *linearis*; *H. arcus* var. *linearis* f. *recta* (Skv.) Kharit.; *Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn. var. *anceps; D. anceps* var. *linearis* M. Perag.; *D. hiemale* (Roth) Heib. var. *hiemale; D. hiemale* var. *quadratum* (Kütz.) Ross.; *D. tenue* Ag. var. *tenue; D. tenue* var. *elongatum* Lyngb.; *D. vulgare* Bory var. *vulgare; D. vulgare* var. *breve* Grun.; *D. vulgare* var. *lineare* Grun.; *Meridion circulare* (Grev.) Ag. var. *circulare; M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V. H.; *Tabellaria fenestrata* (Lyngh.) Kütz.; *T. flocculosa* (Roth) Kütz.; *Tetracyclus lacustris* Ralfs; *T. rupestris* (A. Br.) Grun.

Однако массового развития среди них достигают лишь 5—6 видов.

Наиболее разнообразно в водотоках Верхней Колымы представлены виды и разновидности порядка *Raphales* — 241 вид и разновидность (Харитонов, Потапова, 1990; Харитонов, 1991).

Это *Navicula bacillum* Ehr.; *N. cari* Ehr.; *N. cuspidata* (Kütz.) Kütz.; *N. elginensis* (Greg.) Ralfs; *N. exigua* (Greg.) Grun.; *N. galikii* (Pant.) Cl.; *N. gastrum* (Ehr.) Kütz.; *N. gregaria* Donk.; *N. halophila* (Grun.) Cl.; *N. lacustris* Greg.; *N. lanceolata* (Ag.) Ehr. non sensu Kütz nec sensu Hust.; *N. laterostrata* Hust.; *N. menisculus* Schum.; *N. minima* Grun.; *N. minuscula* Grun.; *N. mutica* Kütz.; *N. oblonga* (Kütz.) Kütz.; *N. placentula* (Ehr.) Kütz.; *N. pseudosilicula* Hust.; *N. pupula* Kütz. var. *pupula; N. pupula* var. *elliptica* Hust.; *N. pupula* var. *rectangularis* (Greg.) Grun.; *N. pusilla* W. Sm.; *N. radiosa* Kütz.; *N. rhynchocephala* Kütz.; *N. skabitschewskyi* (Skabitsch.) Zabelina; *N. trivialis* L. B.; *N. vanheurckii* Patr.; *N. variostriata* Krasske; *Brachysira brebissonii* R. Ross; *B. serians* (Bréb.) Round et Mann; *B. vitrea* (Grun.) Ross; *Stauroneis anceps* Ehr. var. *anceps* f. *anceps*; *S. anceps* var. *anceps* f. *linearis* (Ehr.) Brun; *S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehr.; *S. producta* Grun.; *S. pygmaea* Krieg.; *S. smithii* var. *incisa* Pant.; *S. thermicola* (Peters.) Lund; *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.; *Pinnularia alpina* W. Sm.; *P. appendiculata* (Ag.) Cl.; *P. borealis* Ehr. var. *borealis*; *P. borealis* var. *brevicostata* Hust.; *P. borealis* var. *minor* Schirschow; *P. braunii* var. *amphicephala* (Mayer) Hust.; *P. brebissonii* (Kütz.) Rabenh.; *P. brevicostata*; *P. divergens* W. Sm. var. *divergens*; *P. divergens* var. *elliptica* (Grun.) Cl.; *P. divergens* var. *undulata* (Perag et Herih.) Hust.; *P. divergentissima* (Grun.) Cl.; *P. episcopalis* Cl.; *P. hemiptera* (Kütz.) Rahenh.; *P. intermedia* (Lagerst.) Cl.; *P. interrupta* W. Sm.; *P. lata* (Bréh.) W. Sm.; *P. major* (Kütz.) Rahenh.; *P. microstauron* (Ehr.) Cl.; *P. nobilis* (Ehr.) Ehr.; *P. nodosa* (Ehr.) W. Sm.; *P. rangoonensis* Grun.; *P. savanensis* Peters.; *P. spitzbergensis* Cl.; *P. stomatophora* (Grun.) Cl.; *P. subborealis* Hust.; *P. subcapitata* Greg.; *P. subrostrata* (A. Cl.) Cl.-Eul.; *P. sudetica* var. *leptogongylla* (Cl.) Cl.-Eul., *P. viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *viridis*; *P. viridis* var. *sudetica* (Hilse) Hust.; *Caloneis leptosoma* (Grun.) Kram.; *C. leptosoma* f. *robusta* (Schirschow) Kharit. (*P. leptosoma* f. *robusta* Schirschow); *C. molaris* (Grun.) Kram.; *C. silicula* (Ehr.) Cl.; *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl.; *D. oblongella* (Naeg.) Ross; *D. smithii* (Bréb.) Cl.; *Neidium ampliatum* (Ehr.) Kram.; *N. bisulcatum* (Lagerst.) Cl.; *N. dilatatum* (Ehr.) Cl., *N. iridis* var. *amphigomphus* (Ehr.) V. H.; *N. iridis* var. *diminutum* (Pant.) Wisl. et Kolhe; *N. productum* (W. Sm.) Cl.; *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T. var. *rhomboides*; *F. rhomboides* var. *amphipleuroides* (Grun.) D. T.; *F. rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D. T.; *F. vulgaris* (Thw.) D. T. var. *vulgaris*; *F. vulgaris* var. *capitata* Krasske; *Cocconeis placentula* var. *intermedia* (Herih. et Perag.) Cl.: *Achnanthes didyma* Hust.; *A. dispar* Cl.; *A. exigua* Grun.; *A. flexella* (Kütz.) Brun; *A. fragilarioides* Peters.; *A. inflata* (Kütz.) Grun.; *A. kryophila* Peters.; *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*; *A. lanceolata* var. *haynaldii* (Schaar.) Cl., *A. lanceolata* var. *minuta* (Skv.) Sheshuk.; *A. laterostrata* Hust.; *A. linearis* var. *cryptocephala* Sheshuk., *A. marginulata* Grun.; *A. minutissima* Kütz.; *A. minutissima* var. affinis (Grun.) L.-B., *A. minutissima* var. *cryptocephala* Grun.; *A. nodosa* A. Cl.; *A. oestrupii* (A. Cl.) Hust.; *A. pusilla* (Grun.) D. T.; *A. trinodis* (W. Sm.) Grun.; *Eunotia arcus* Ehr. var. *arcus*; *E. arcus* var. *bidens* Grun.; *E. arcus* var. *fallax* Grun.; *E. bidentula* W. Sm.; *E. bigibba* Kütz. var. *bigibba*; *E. bigibba* var. *pumila* Grun.; *E. crista galli* Cl.; *E. curvata* (Kütz.) Lagerst.: *E. curvata* var. *capitata* (Grun.) Woodh. et Tweed; *E. curvata* var. *sicula* (A. Cl.) R. Ross; *E. curvata* var. *subarcuata* (Naeg.) Woodh. et Tweed; *E. denticulata* (Bréh.) Rabenh.; *E. diodon* Ehr.; *E. elegans* Østr.; *E. exigua* (Bréb.) Rabenh.; *E. fallax* A. Cl. var. *fallax*; *E. fallax* var. *gracillima* Krasske; *E. flexuosa* (Bréh.) Kütz.; *E. glacialis* Meist.; *E. grunowii* A. Bg.; *E. hexaglyphis* Ehr.; *E. kocheliensis* O. Müll., *E. lapponica* Grun.; *E. major* (W. Sm.) Rahenh.; *E. meisteri* Hust.; *E. minutissima* A. Cl.; *E. monodon* Ehr.; *E. naegelii* Migula; *E. nymanniana* var. *compacta* (Hust.) A. Cl.; *E. papilio* (Grun.) Hust.; *E. parallela* Ehr.; *E. pectinalis* (Dillw? Kütz.) Rahenh. var. *pectinalis*; *E. pectinalis* var. *minor* (Kütz.) Rahenh.; *E. pectinalis* var. *undulata* (Ralfs) Rabenh.; *E. pectinalis* var. *ventricosa* Grun.; *E. perpusilla* Grun.; *E. praerupta* Ehr. var. *praerupta*; *E. praerupta* var. *bidens*

(W. Sm.) Grun.; *E. praerupta* var. *inflata* Grun.; *E. praerupta* var. *muscicola* Peters.; *E. pseudopectinalis* Hust.; *E. reflexa* f. *minor* Hust.; *E. repens* A. Bg.; *E. rostellata* Hust.; *E. septentrionalis* Østr.; *E. serra* Ehr. var. *serra*; *E. serra* var. *diadema* (Ehr.) Patr.; *E. sudetica* O. Müll.; *E. suecica* A. Cl.; *E. tenella* (Grun.) Hust.; *E. tibia* var. *bidens* (Greg.) A. Cl.; *E. tridentula* Ehr.; *E. triodon* Ehr.; *E. valida* Hust.; *E. vanheurckii* Patr.; *E. incisa* W. Sm.; *Actinella punctata* Lewis; *Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) L.-B.; *Cymbella amphicephala* Naeg.; *C. amphioxys* (Kütz.) Cl.; *C. aspera* (Ehr.) Perag.; *C. cesatii* (Rabenh.) Grun.; *C. cistula* (Ehr.) Kirchn.; *C. cuspidata* Kütz.; *C. cymbiformis* Ag.; *C. delicatula* var. *sibirica* Sheshuk.; *C. gracilis* (Ehr.) Kütz.; *C. hebridica* (Crun.) Cl.; *C. heteropleura* (Ehr.) Kütz.; *C. hybrida* Grun.; *C. kolbei* Sheshuk.; *C. microcephala* Grun.; *C. minuta* Hilse; *C. naviculiformis* Auersw.; *C. perpusilla* A. Cl.; *C. prostrata* (Berk.) Cl.; *C. pusilla* Grun.; *C. sinuata* Greg. f. *sinuata*; *C. sinuata* f. *ovata* Hust.; *C. stuxbergii* Cl. var. *stuxbergii*, *C. stuxbergii* var. *intermedia* Wisl.; *C. stuxbergii* var. *sibirica* Wisl.; *C. subcuspidata* Kram.; *C. subundulata* Sheshuk.: *C. tumida* (Bréb.) V. H.; *C. tumidula* Grun.; *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz.; *A. pediculus* (Kütz.) Grun.; *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum*; *G. acuminatum* var. *brebissonii* (Kütz.) Schönf.; *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*; *G. angustum* Ag.; *G. augur* Ehr.; *G. clavatum* Ehr.; *G. clevei* Fricke; *G. constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cl.; *G. gracile* Ehr.; *G. helveticum* Brun.; *G. lagerheimei* A. Cl; *G. martinii* Fricke; *G. olivaceum* (Horn.) Bréb. var. *olivaceum*; *G. olivaceum* var. *calcareum* (Cl.) Cl.; *G. parvulum* (Kütz.) Kütz.; *G. tergestinum* Fricke; *G. truncatum* Ehr.; *G. ventricosum* Greg.; *Gomphoneis guadripunctatum* (Ostr.) Dawson; *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt; *Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb.; *E. sorex* Kütz.; *E. turgida* (Ehr.) Kütz.; *Denticula elegans* Kütz.; *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll.; *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm., *N. amphibia* Grun.; *N. angustata* (W. Sm.) Grun. var. *angustata*; *N. angustata* var. *acuta* Grun.; *N. fonticola* Grun.; *N. gracilis* Hantzsch; *N. hantzschiana* Rabenh.; *N. heufleriana* Grun.; *N. linearis* (Ag.) W. Sm.; *N. palea* (Kütz.) W. Sm.; *N. tryblionella* Hantzsch; *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* f. *amphioxys*; *H. amphioxys* var. *amphioxys* f. *capitata* O. Müll.; *Surirella linearis* W. Sm.; *S. minuta* Bréb.; *S. pusilla* Sheshuk.; *S. ussuriensis* var. *elegans* Skv.

Количество специфичных для каждого из ручьев форм диатомовых оказалось примерно одинаковым (12—16). Индексы флористической общности, рассчитанные по разным формулам (Jaccard, 1901; Kulczynski, 1927; Braun-Blanquet, 1932; Simpson, 1943; Sorensen, 1948), сходным образом свидетельствуют о высокой флористической общности. Повсеместно в фитообрастаниях встречаются лишь около 20 форм водорослей; 25—30 характерны преимущественно для истоков того или иного ручья и столько же для устьевых их участков. Видов, достигающих массового развития, выявлено сравнительно немного (15—20). В основном это диатомовые: *Tabellaria flocculosa*, *Meridion circulare*, *Diatoma heimale*, *Fragilaria alpestris*, *F. construens*, *Hannaea arcus*, *Eunotia bigibba*, *E. curvata*, *E. exigua*, *E. praerupta*, *E. septentrionalis*, *Achnanthes kryophila*, *A. minutissima*, *Neidium bisulcatum*, *Cymbella minuta*, *Gomphonema angustatum*, некоторые представители зеленых водорослей — *Sphaerobothrys fluviatilis*, *Tetraspora lubrica*, *Prasiola fluviatilis* и цианобактерий — *Chamaesiphon incrustans*, *C. polonicus* водорослей. Иногда наблюдались вспышки численности *Hydrurus foetidus* и *Tribonema viride*.

В целом комплекс видов, выявленных в техногенных водотоках, адекватно отражает характерные черты Верхнеколымской флоры диатомовых водорослей (Харитонов, 1991). В настоящее время нет оснований говорить о катастрофическом состоянии реофильной флоры в районах с интенсивной золотодобычей. Вместе с тем состояние альгоценозов в ряде техногенных водотоков полностью зависит от технологии добычи золота и контроля за состоянием поверхностных вод региона.

Неоднократные попытки выявить корреляцию между типами подстилающей поверхности водосборных бассейнов и видовой структурой альгоценозов соответствующих водотоков не позволили обнаружить достоверной зависимости между ними. В то же время влияние гидрологического режима на структуру ритрона является определяющим в его сезонной динамике. Например, в меженный период колонизация водорослями стерильных субстратов на перекатах происходит интенсивнее, чем на плесах, при этом существенных различий в таксономическом разнообразии альгоценозов на этих участках ритрали не наблюдается. Дождевой паводок в значительной мере разрушает сложившееся сообщество. Уже в первые его часы вынос водорослей потоком возрастает примерно в 1 тыс. раз по численности и в 500 раз по биомассе (Потапова, 1987), причем на перекатах опустошающее воздействие паводка сказывается сильнее. После его прохождения на плесах обычно доминируют те же формы, что и в предпаводковый период, на перекатах происходит смена доминантов. С наступлением межени альгоценозы восстанавливаются, фитомасса вновь нарастает:

меньшими темпами на плесах, бóльшими — на перекатах. Сходный процесс отмечен для одного из подобных водотоков в бассейне оз. Мичиган (Oemke, Burton, 1986). В целом водорослевое население плесовых участков выглядит значительно стабильнее, чем сообщество перекатов, как в качественном, так и в количественном отношении. Отмеченная закономерность играет важную роль не только в процессах послепаводочного восстановления реофильных сообществ, но и в восстановлении фитобентоса на загрязняемых участках реки.

С гидрологическими параметрами стока тесно увязаны показатели, характеризующие взвешенные и влекомые наносы водотока, на которые всегда следует адекватный и зримый отклик реофильного сообщества. В середине июня 1995 г. в бассейне Верхней Колымы произошел высокий дождевой паводок, наложившийся на спад весеннего половодья. На некоторых реках пик паводка намного превысил наивысшие многолетние значения. Так, на р. Берелех рассчитанная повторяемость достигнутого максимального уровня воды оказалась не более чем 1 раз в 5 тыс. лет (Ушаков, 1995).

Паводок в короткое время переместил огромные объемы вскрышных пород и подготовленных к промывке песков. Концентрация взвешенных веществ во многих ручьях и реках Верхней Колымы достигала 20 тыс. мг/л., а в некоторых — 180—250 тыс. мг/л. Катастрофический паводок 1995 г. позволил наблюдать первоначальный этап восстановления реофильных сообществ во всем его многообразии в самых разнообразных водотоках, подвергавшихся загрязнению сверхвысокими концентрациями взвешенных частиц различного размера. В этом году было обследовано более 50 техногенных водотоков. Регулярно наблюдались лишь контрастные участки рек Берелех и Джелгала, а также модельный водоток — ручей Контактовый (табл. 2). В бассейне р. Берелех материал отбирался на 2 безымянных ручьях. Взвешенные вещества первого ручья имели песчанистый характер, второго — глинистый. Содержание взвешенных веществ в обоих ручьях на пике паводка 1995 г. достигало одинаково высоких значений (70—200 тыс. мг/л), однако процесс восстановления характерных фитореофильных сообществ в каждом из водотоков протекал по собственному сценарию (табл. 2). Различные сценарии послепаводкового восстановления сообществ диатомей наблюдались нами и в другом районе: на р. Джелгала. В верховьях реки (сборы 1995 г.) взвешенные вещества имели песчанистый характер (ст. 3), в устье — глинистый (ст. 4). Концентрация взвешенных веществ в верховьях колебалась в пределах 50—600 мг/л, в устьевых участках на пике паводка — достигала 175 тыс. мг/л (после колебалась в пределах 30—50 мг/л). Показательны данные, зафиксированные в ручье Контактовом (модельная экосистема). Содержание взвешенных веществ (песчанистый тип) на пике паводка в 1995 г. превышало 1500 мг/л — это намного больше, чем в обычные годы, однако в августе 1995 г. структура диатомового перифитона мало чем отличалась от любого предшествующего года (ст. 5).

Результаты наблюдений, проведенных в 1994—1996 гг., можно обобщить следующим образом. Учитывая общую многоводность 1995 г., первые признаки характерной летней структуры фитоперифитона в природных водотоках появились позже обычного — в 1-й декаде июля. В техногенных же водотоках, подвергшихся загрязнению сверхвысокими концентрациями взвешенных веществ (15—200 тыс. мг/л), фитоперифитон сформировался еще позже — в 3-й декаде августа и лишь в тех ручьях, для которых обычен песчанистый характер взвешенных веществ (табл. 2, ст. 1, 3, 5). В ручьях с большим содержанием глинистых частиц фитоперифитон в 1995 г. практически отсутствовал (табл. 2, ст. 2, 4). В р. Джелгала, например, сложилась такая ситуация. В верховьях реки процесс формирования летнего фитоперифитона мало чем отличался от предыдущих лет (табл. 2, ст. 3); в низовьях — реофильные сообщества диатомей так и не сформировались, несмотря на обильный поток дрейфующих форм (табл. 2, ст. 4). Таких водотоков в 1995 г. оказалось немало, поэтому мы провели специальное исследование (метод искусственных субстратов) и выяснили, что в условиях постоянного воздействия относительно невысокой концентрации тонкодисперсной фракции взвешенных веществ, находящихся в коллоидном

ТАБЛИЦА 2

Распределение диатомей в водотоках Верхнеколымского нагорья

Таксоны	Р. Берелех				Р. Джелгала			Станция 5	Прочие водоемы
	станции								
	1	1	2	2	3	4	4		
	годы								
	1994	1995	1994	1995	1995	1995	1996	1995	1995
Stephanodiscus	1	—	—	—	—	—	—	1	1
Cyclotella	—	—	—	—	3	—	—	4	3
Melosira	1	—	—	—	1	—	—	1	1
Aulacoseira	1	—	—	—	1	—	—	6	4
Fragilaria	5	6	5	—	7	—	—	13	6
Synedra	5	5	7	1	9	—	4	11	8
Hannaea	3	1	2	—	1	—	1	4	—
Diatoma	4	2	5	—	5	—	1	10	1
Meridion	2	2	2	—	2	—	1	2	—
Tabellaria	1	1	1	—	2	—	—	2	2
Tetracyclus	1	—	1	—	1	—	—	2	—
Navicula	5	2	8	—	9	—	—	22	10
Anomoeoneis	2	—	2	—	2	—	1	2	2
Stauroneis	2	2	2	—	2	—	2	7	1
Gyrosigma	—	—	—	—	1	—	—	1	—
Pinnularia	16	5	15	1	21	—	4	28	18
Caloneis	—	—	1	—	2	—	—	2	2
Diploneis	—	—	1	—	1	—	—	3	1
Neidium	3	—	2	—	3	—	—	4	4
Frustulia	2	—	1	—	3	—	—	5	3
Cocconeis	—	—	1	—	—	—	—	1	—
Achnanthes	7	4	8	—	8	—	2	19	3
Eunotia	23	8	25	—	31	—	11	50	34
Actinella	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Rhoicosphenia	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Cymbella	8	1	8	—	14	—	1	22	7
Amphora	2	—	—	—	—	—	—	2	—
Gomphonema	7	2	8	—	13	—	2	20	8
Gomphoneis	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Didymosphenia	1	—	—	—	1	—	—	1	—
Epithemia	1	—	1	—	—	—	—	3	—
Denticuta	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Rhopalodia	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Nitzschia	8	5	3	1	5	—	5	6	4
Hantzschia	2	1	1	1	1	1	1	2	1
Surirella	1	—	—	—	3	—	—	3	1

Примечание. «+» — вид присутствует; «—» — вид не обнаружен. Станции: 1 (1994) — взвешенные вещества песчанистого типа, концентрация взвешенных веществ колебалась в пределах 150—350 мг/л; 1 (1995) — на пике паводка достигала 150—200 тыс. мг/л; 2 (1994) — взвешенные вещества глинистого типа, концентрация взвешенных веществ колебалась в пределах 5—20 мг/л; 2 (1995) — на пике паводка достигала 70—110 тыс. мг/л; 3 (1995) — верховья реки, взвешенные вещества песчанистого типа, концентрация взвешенных веществ колебалась в пределах 50—600 мг/л; 4 (1995) — устье, взвешенные вещества глинистого типа, концентрация взвешенных веществ на пике паводка 175 тыс. мг/л; 4 (1996) — концентрация взвешенных веществ колебалась в пределах 60—150 мг/л; 5 (1995) — ручей Контактовый, модельная экосистема, взвешенные вещества песчанистого типа, концентрация в 1995 г. превышала 1500 мг/л.

или предколлоидном состоянии, однажды разрушенные сообщества, в частности диатомовых водорослей, часто не восстанавливаются. При этом концентрация взвесей может быть весьма незначительной (3—10 мг/л). По существующим ныне нормам снижение концентрации взвешенных веществ в водотоке, например, с 1 тыс. до 10 мг/л считается эффективной мерой природоохранной деятельности предприятия. Состояние ритрона прилежащих участков при этом не учитывается.

Выявленный комплекс диатомовых водорослей техногенных водотоков Колымского нагорья в настоящее время адекватен региональной флоре и не может характеризоваться как угнетенный. Сверхвысокие концентрации взвешенных частиц песчанистого типа (отходы большинства промышленных установок) не причиняют экосистемам горных водотоков долговременного ущерба, при условии их поступления в водоток на подъеме пика паводка (табл. 2). Взвешенные вещества глинистой фракции могут вывести из биологического круговорота обширные участки экосистем горных и предгорных водотоков на длительный период вне зависимости от времени их поступления в водоток. Это имеет особое значение, поскольку данный тип полютанта не нормирован и, следовательно, не контролируется. В этой связи система региональной охраны качества поверхностных вод, на наш взгляд (Харитонов, 1998), не может считаться удовлетворительной. Глинистая фракция взвешенных веществ беспрепятственно поступает в водотоки, находящиеся в сфере деятельности золотопромышленности, затрудняя нормальное развитие не только фитобентоса, но и ритрона в целом.

В заключение следует обратить внимание на одно важное обстоятельство, выявленное в бассейне ручья Контактового (Харитонов, Потапова, 1991). Из 382 форм, обнаруженных во всем бассейне данного ручья, непосредственно в водотоках обитает 330. В истоках ручьев зарегистрировано 312 форм, почти столько же выявлено в устьевых участках основных притоков. При этом специфичных форм в обоих случаях оказалось примерно поровну (63 и 70 соответственно), большинство из них являются видами малообильными, не играющими заметной роли в количественном развитии альгоценозов. Все это позволяет утверждать, что в случае даже серьезного нарушения видовой структуры сообществ фитобентоса в подобных водотоках у экосистем в целом имеется вполне достаточно возможностей для их быстрого восстановления после прекращения отрицательного воздействия. Например, даже после прохождения чрезвычайного паводка в 1995 г. структура альгоценозов в ручье Контактовом практически полностью восстановилась уже через 15—20 дней (табл. 2, ст. 5). В этом отношении весьма показательным является случай, связанный с извержением вулкана в штате Вашингтон и описанный американскими исследователями (Rushforth et al., 1986). В результате сильного извержения в мае 1960 г. были полностью уничтожены многие местообитания реофильных сообществ в горном районе Сен-Хелен. Однако менее чем через 15 мес. после катастрофы большинство альгоценозов восстановили свою структуру на всей площади, подвергшейся разрушению. Особенно быстро стабилизировалась флора, в первую очередь, ассоциации диатомовых водорослей в родниках и хорошо промытых ручьях. Практически то же самое наблюдалось и в подавляющем большинстве Верхнеколымских водотоков, затронутых в 1995 г. катастрофическим паводком, где быстро промылись ручьи, загрязненные взвесями песчанистого типа, а заиленные глиной участки ритрали восстанавливались несколько лет.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке фонда Д. и К. Макартуров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водотоки Верхней Колымы (гидрология, гидрохимия и гидробиология). Владивосток, 1991. 185 с.

Зубченко Г. В., Сулин Г. А. Рациональное использование водно-земельных ресурсов при разработке россыпей. М., 1980. 238 с.

Королев Ю. Б. Картографирование растительного покрова в связи с оценкой его гидрологической роли (на примере Верхней Колымы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1985. 22 с.

Материалы наблюдений Колымской водно-балансовой станции за 1948—1995 гг. Магадан, 1969—1997. Вып. 1—38.

Потапова М. Г. К характеристике сообществ фитобентоса малых водотоков Верхнеколымского нагорья // Биологические исследования на Северо-Востоке СССР. Матер. IV город. конф. молодых ученых г. Магадана (16—17 марта 1987 г.): препринт. Магадан, 1987. С. 17—18.

Ушаков М. Пожалели копейку — потеряли золотой // Магаданская правда. 1995. № 70. С. 3.

Харитонов В. Г. К флоре диатомовых водорослей Северо-Востока Азии (бассейн р. Колыма) // АН СССР ДВО Ин-т биол. проблем Севера. Магадан, 1991. 106 с. Деп. в ВИНИТИ 01.03.91. № 908-В91.

Харитонов В. Г. О загрязнении водотоков Колымского бассейна стоками промустановок // Тез. докл. на конф. «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. Т. 1». Магадан, 1998. С. 234—235.

Харитонов В. Г., Потапова М. Г. Водоросли водотоков Верхнеколымского нагорья // АН СССР ДВО Ин-т биол. проблем Севера. Магадан, 1990. 39 с. Деп. ВИНИТИ 17.05.90. № 2719-В90.

Харитонов В. Г., Потапова М. Г. Фитобентос бассейна руч. Контактового (Верхняя Колыма) // Водотоки Верхней Колымы (гидрохимия, гидрология, гидробиология). Владивосток, 1991. С. 34—56.

Braun-Blanquet J. Plant Sociology: The Study of plant communities. N. Y., 1932. 439 p.

Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. soc. vaudoise sci. natur. 1901. T. 37. N 140. P. 241—272.

Kulszynski S. Zespoly roslin w Pienach // Bull. intern. acad. pol. sci. lett. Cl. sci. math. natur. 1927. Ser. B. Suppl. 2. P. 57—203.

Oemke M. P., Burton T. M. Diatom colonization dynamics in a lotic system // Hydrobiologia. 1986. Vol. 39. N 2. P. 153—166.

Rushforth S. R., Squires L. E., Cushing C. E. Algal communities of springs and streams in the St. Helens Region Washington. U. S. A. Following the may 1980 eruption // J. Phycol. 1986. Vol. 22. N 2. P. 129—137.

Simpson G. G. Mammals and the nature of continents // Amer. J. Sci. 1943. Vol. 241. N 1. P. 1—31.

Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // K. Dan. Videns. Selsk. 1948. Bd 5. N 4. S. 1—34.

SUMMARY

A list is given for the first itme of the specific and intraspecific taxa (390) of diatomaceous algae, found in technogenous watercourses of the Kolyma Range. Problems are discussed related to the seasonal dynamics of the diatom communities development under conditions of the increased turbidity, caused by both natural and anthropogenic factors. The estimation of the pollution degree of different watercourses by features of the diatom composition is given.

УДК 581.4 (582.772.2)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© О. Б. Михалевская

СТРУКТУРА И РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ И ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ACER* (*ACERACEAE*)

O. B. MIKHALEVSKAYA. STRUCTURE AND REGULATION OF SHOOT SYSTEM AND ELEMENTARY SHOOT DEVELOPMENT IN SOME SPECIES OF *ACER* (*ACERACEAE*)

Московский государственный педагогический университет

Поступила 15.02.2000
Окончательный вариант получен 25.01.2001

Исследована структура элементарных побегов и особенности побеговых систем у 8 видов *Acer L.* Число метамеров в побегах варьирует во много раз меньше, чем длина побегов. Наиболее постоянно и видоспецифично число метамеров с почечными чешуями. Выявлены разные типы внутрипочечного ветвления и различия в структуре побеговых систем у видов со специализированными генеративными побегами и с вегетативно-генеративными побегами.

Ключевые слова: *Acer*, побег, почка, метамер побега, силлептический побег, побеговая система, ветвление.

Изучению побеговых систем древесных растений уделяется много внимания в последние десятилетия. Предложены архитектурные модели их структуры, моделируется их развитие (Halle et al., 1978; Room et al., 1994; Functional-structural..., 1997; и др.). Но элементарному побегу — структурной единице побеговой системы кроны дерева — уделено значительно меньше внимания и многое в его развитии остается еще не изученным. Далеко не все известно о динамике развития элементарных побегов и разнообразии их функций в побеговой системе дерева. Цель настоящей работы — изучение особенностей элементарных побегов и побеговых систем у 8 видов рода *Acer* L.

Объекты и методы исследования

Для исследования были выбраны виды, относящиеся к разным секциям рода и часто используемые в озеленении (Пояркова, 1933, 1949; Аксенова, 1975). Список этих видов и районы их естественного распространения даны в табл. 1. Исследовали побеги с нижних хорошо освещенных скелетных ветвей кроны плодоносящих деревьев. Используя классификацию, предложенную М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977), их можно назвать побегами ветвления. В кроне они преобладают. Побеги формирования и дополнения, выполняющие функцию омоложения и которых значительно меньше в кроне, нами не исследовались. Материал по кленам остролистному и ясенелистному собирался в городских посадках Москвы, по остальным видам — в дендрарии Главного ботанического сада (ГБС) РАН в течение 1994—1998 гг. Исследовали структуру элементарных побегов, выросших за один цикл роста. Границы их было легко выделить на многолетних осях, потому что у всех исследованных видов хорошо выражены почечные кольца. В каждом элементарном побеге определяли общее число слагающих его метамеров, число метамеров, несущих почечные чешуи и ассимилирующие листья. Каждый метамер у побега клена состоит из узла стебля с отходящей от него парой супротивно расположенных листьев с пазушными почками или без них и ниже расположенного междоузлия. У каждого метамера измеряли длину междоузлия, размеры пазушных почек и отмечали наличие рубца листа или чешуи. У многих побегов определяли размеры, емкость и состав верхушечных и пазушных почек. Периодически в течение вегетационного периода проводили наблюдения за состоянием побегов, что позволило представить общую картину их развития. Наблюдения за развитием почек проводили, беря их пробы в мае во время распускания, в конце июня—начале июля, после окончания видимого

ТАБЛИЦА 1

Характеристика исследованных видов *Acer*

Виды	Секция	Район естественного распространения
A. platanoides L.	*Platanoidea* Pax.	Европа
A. ginnala Maxim.	*Trilobata* Pojark.	Дальний Восток
A. tataricum L.	» »	Европа
A. ukurunduense Trautv. et Mey.	*Microcarpa* Pojark.	Дальний Восток
A. tegmentosum Maxim.	*Macrantha* Pax.	» »
A. rubrum L.	*Rubra* Pax.	Северная Америка
A. saccharinum L.	» »	» »
A. negundo L.	*Negundo* (Ludw.) C. Koch	» »

роста побегов, и в конце августа. Почки исследовали под бинокулярной лупой. Измерение длины побегов и учст числа метамеров в них и в почках проводили в осенне-зимний период, когда не наблюдалось ни роста побегов, ни заложения новых метамсров в почках. У *A. negundo*, характеризующегося двудомностью, отдельно исследовали мужские и женскис деревья. Остальные исследованные виды были однодомными, и полигамность, описанная в литературе как характерная черта кленов (Пояркова, 1949; Замятнин, 1958; Аксенова, 1975), проявлялась у них в том, что цветки разных типов (обоснолые, без тычинок или пестиков, или с недоразвитыми тычинками или пестиками) развивались на одном дереве. У каждого вида было исследовано не менее 100 элементарных побсгов и нсколько десятков почек. Результаты подвергали статистической обработке.

Результаты и их обсуждение

Наши наблюдения за развитием побегов у видов клена подтвердили описанные в литературе закономерности развития побсгов древесных растсний (Серебряков, 1952; Артюшенко, Соколов, 1955, и др.). Развитие каждого побега проходит 2 периода: период скрытого (эмбрионального) роста, протекающего в почке, и период видимого роста после распускания почки (Сербряков, 1952; Сабинин, 1963). Во время скрытого роста происходит заложение и развитие зачатков метамеров побега. У клена первые признаки зачатка метамера можно было обнаружить, когда в почке на конусе нарастания появлялись 2 супротивно расположенных бугорка — листовых примордия. Развитие листовых примордиев в почке протскало по-разному: у одних формировались зачатки листовых пластинок, из которых в период видимого роста развивались зеленые ассимилирующие листья, у других примордиев зачатки листовых пластинок не формировались совсем или, начав формироваться, вскоре отмирали и из таких примордиев развивались почечные чешуи. У многих метамеров почки в пазухах зачатков чешуй и листьев появлялись примордии пазушных почек. Развитие этих примордиев происходило различно. Одни из них быстро росли и превращались в дочерние (вторичные) пазушные почки, обеспечивая внутрипочечное ветвление, т. е. ветвление внутри материнской (первичной) почки. Другие оставались в виде зачатка пазушной почки с 1—2 парами зачатков чешуй. А у многих метамеров почки пазушных примордиев не было совсем, и появлялись они лишь при распускании почки в пазухах растущих листьев, т. е. в период внепочечного видимого роста побега.

При распускании почки и последующем росте молодого побега развитие метамеров происходило по-разному. У нижних метамеров, несущих пары чешуй, междо-

ТАБЛИЦА 2

Длина элементарных вегетативных побегов и число метамеров в них

Виды	*n*	Длина побега, мм		Число метамеров всего в побеге		в почечном кольце		над почечном кольцом	
		M ± *m*	CV, %	M ± *m*	CV, %	M ± *m*	CV, %	M ± *m*	CV, %
A. negundo ♀	44	162 ± 2	84	7.4 ± 0.3	25	3.2 ± 0.09	19	4.2 ± 0.3	42
A. negundo ♂	62	163 ± 19	92	7.8 ± 0.3	26	3.2 ± 0.06	14	4.6 ± 0.2	42
A. saccharinum	76	60 ± 8	112	8.6 ± 0.2	22	4.6 ± 0.08	16	3.9 ± 0.2	40
A. rubrum	108	52 ± 8	158	8.3 ± 0.2	24	4.8 ± 0.06	13	3.5 ± 0.2	50
A. platanoides	44	77 ± 13	115	7.5 ± 0.2	16	4.9 ± 0.08	11	2.6 ± 0.1	36
A. tataricum	90	97 ± 9	89	11.1 ± 0.2	20	7.2 ± 0.1	13	4.0 ± 0.2	45
A. ginnala	65	125 ± 16	100	10.2 ± 0.4	27	5.6 ± 0.15	22	4.9 ± 0.4	60
A. ukurunduense	132	29 ± 4.2	163	4.2 ± 0.1	26	2.1 ± 0.03	18	2.1 ± 0.1	47
A. tegmentosum	81	29 ± 3.7	116	3.3 ± 0.06	17	2.1 ± 0.04	16	1.2 ± 0.1	44

Примечание. *n* — число исследованных побегов, M ± *m* — среднее значение и его ошибка, CV — коэффициент вариации, %.

узлия не вытягивались, и чешуи после распускания почки опадали. Из этих метамеров формировалось почечное кольцо. У вышерасположенных метамеров, несущих пары зачатков листьев, междоузлия сильно вытягивались, а зачатки листьев вырастали в нормальные зеленые листья. У самых нижних и верхних метамеров с листьями междоузлия были короче, а листья меньше, чем у метамеров, расположенных в средней части побега. Выше самого верхнего метамера побега формировалась верхушечная почка, дающая начало следующему приросту побега, следующему циклу его роста, во время которого развивался следующий элементарный побег. Формирование верхушечной почки начиналось еще во время видимого роста молодого побега.

Длина вегетативного элементарного побега, которой он достигал за период видимого роста, почти не зависела от числа метамеров в нем. Длина у разных побегов могла сильно различаться, а количество метамеров в них могло быть одинаковым или различаться гораздо меньше. Коэффициенты вариации (CV) длины побегов в 3—7 раз больше, чем CV числа метамеров в побегах (табл. 2). Менее всего варьировало число метамеров в почечном кольце, примерно в 2—3 раза меньше, чем над почечным кольцом.

По числу метамеров в почечном кольце исследованные виды четко различались между собой (табл. 3), что, вероятно, позволяет считать этот признак видоспецифичным. В почках число метамеров с чешуями также было более постоянным, чем число метамеров с зачатками листьев. Почки отличались от побегов только тем, что пределы варьирования числа метамеров с листьями у них были у́же, чем у побегов.

У всех исследованных видов, за исключением клена остролистного, метамеров в побегах оказалось больше, чем в почках. Это наблюдалось при сравнении побега с его собственной верхушечной почкой (табл. 4), и всех исследованных верхушечных побегов со всеми исследованными верхушечными почками (рис. 1, *А*), и всех боковых побегов со всеми исследованными крупными пазушными почками (рис. 1, *Б*) независимо от принадлежности почек к сравниваемым с ними побегам. Увеличение числа метамеров в побегах происходило за счет метамеров с листьями, но не с чешуями. Это свидетельствует о том, что у всех исследованных видов, кроме клена остролистного, в почках заложены (преформированы) не все метамеры будущего побега и часть зачатков метамеров с листьями закладывается позже, в период видимого роста побега. Такое дополнительное заложение зачатков листьев во время видимого роста побега описано у многих древесных растений (Серебряков, 1952; Kozlowski, 1971),

ТАБЛИЦА 3

Наиболее распространенное число метамеров в почечных кольцах у видов *Acer*

Виды	Число	
	метамеров	побегов с этим показателем, %
A. negundo, ♀	3	77
A. negundo, ♂	3	74
A. saccharinum	4—5	92
A. rubrum	4—5	90
A. platanoides	5	80
A. tataricum	7—8	69
A. ginnala	5—6	68
A. ukurunduense	2	87
A. tegmentosum	2	92

в том числе и у кленов (Critchfield, 1971). Эти дополнительно заложенные зачатки сразу же переходили к росту, не проходя предварительного периода покоя внутри почки. В отличие от метамеров, зачатки которых прошли период внутрипочечного покоя, т. е. были преформированы, метамеры, выросшие из зачатков без периода внутрипочечного покоя, получили название неоформированных (Halle et al., 1978). У *A. negundo* на длинных побегах было обнаружено 3 неоформированных метамера, в то время как на коротких их не было совсем (табл. 5). У *A. platanoides* они были обнаружены только в боковых побегах, в то время как в верхушечных побегах их не было.

ТАБЛИЦА 4

Число метамеров в верхушечном вегетативном побеге и в его верхушечной почке

Виды	*n*		Число метамеров		
			с чешуями	с листьями	всего
A. negundo, ♀	10	I	3.2 ± 0.14	4.3 ± 0.6*	7.5 ± 0.6
		II	3.5 ± 0.24	2.9 ± 0.3*	6.4 ± 0.4
A. negundo, ♂	10	I	3.2 ± 0.14*	6.6 ± 0.4*	9.8 ± 3.3
		II	4 ± 0*	2.4 ± 0.2*	6.4 ± 0.2
A. saccharinum	22	I	4.5 ± 0.1	4.3 ± 0.4	8.8 ± 0.4*
		II	4.6 ± 0.1	2.5 ± 0.1	7.1 ± 0.1*
A. rubrum	16	I	4.7 ± 0.1*	3.9 ± 0.5*	8.6 ± 0.5
		II	5.3 ± 0.2*	2.6 ± 0.1*	7.9 ± 0.2
A. platanoides	6	I	4.8 ± 0.2	3.2 ± 0.2	8.0 ± 0.3
		II	5 ± 0	3.3 ± 0.4	8.3 ± 0.4
A. ukurunduense	11	I	2 ± 0	2.7 ± 0.4*	4.7 ± 0.4*
		II	2.1 ± 0.1	2.3 ± 0.2*	4.3 ± 0.2*
A. tegmentosum	7	I	2.1 ± 0.3	1.6 ± 0.3*	3.7 ± 0.2*
		II	2 ± 0	1 ± 0*	3 ± 0*

Примечание. * — разница между побегом и почкой достоверна при уровне значимости 0.05 и ниже. I — побег, II — почка.

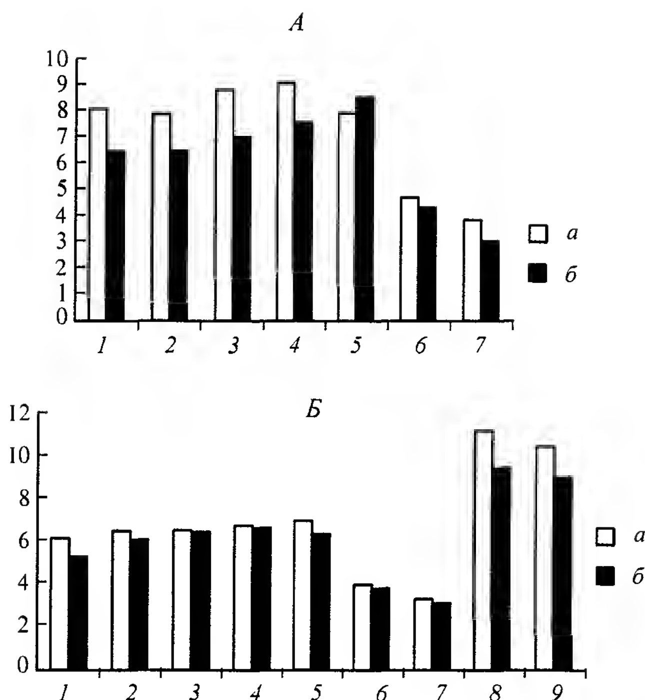


Рис. 1. Среднее число метамеров в верхушечных побегах и верхушечных почках (*А*), в боковых побегах и пазушных почках (*Б*).

По оси абсцисс виды: *1* — *A. negundo*, ♀; *2* — *A. negundo*, ♂; *3* — *A. saccharinum*; *4* — *A. rubrum*, *5* — *A. platanoides*; *6* — *A. ukurunduense*; *7* — *A. tegmentosum*; *8* — *A. tataricum*; *9* — *A. ginnala*; по оси ординат число метамеров: *а* — побеги, *б* — почки.

У *A. tataricum, A. ginnala* и *A. tegmentosum* многие побеги не имели верхушечных почек. Таких побегов у *A. tataricum* оказалось примерно 40 %, у *A. ginnala* — 60 %, у *A. tegmentosum* — 50 %. Побегов без верхушечных почек у других исследованных видов мы не обнаружили.

Причиной отсутствия верхушечных почек у части побегов *A. tataricum* и *A. ginnala* было то, что в конце периода видимого роста у этих побегов сначала наблюдалось замедление роста самых верхних 2—3 метамеров с начавшими расти листьями. Эти верхние листья резко отличались своими малыми размерами от ниже расположенных листьев. Затем замедлившая рост верхушка побега засыхала и опадала, оставляя маленький рубец, хорошо различимый под лупой. У *A. tegmentosum* причины отсутствия верхушечной почки были иными. Об этом свидетельствует то, что в почках этого вида мы часто наблюдали отмершие верхние зачатки листьев и соцветия. Возможно, что для их развития этому иноземному виду в условиях Подмосковья не

ТАБЛИЦА 5

Число метамеров в побеге *A. negundo* и в его верхушечной почке в зависимости от длины побега

Длина побега, мм	Число метамеров	
	в побеге	в верхушечной почке
10—199	5.67 ± 1.0	6.56 ± 0.4
200—600	9.67 ± 0.32	6.45 ± 0.16

ТАБЛИЦА 6

Характеристика вегетативных побегов с верхушкой и без верхушки

Виды	Характеристика побега	Длина побега, мм	Число метамеров в побеге
A. tataricum	С верхушкой	60 ± 14	10.3 ± 0.4
	Без верхушки	112 ± 16	11.1 ± 0.4
A. ginnala	С верхушкой	80 ± 22	9.1 ± 0.5
	Без верхушки	144 ± 22	11.2 ± 0.5
A. tegmentosum	С верхушкой	29 ± 4	3.3 ± 0.06
	Без верхушки	22 ± 2.6	3.1 ± 0.05

хватало каких-то условий. На следующий год после распускания таких почек с отмершими апексами вырастали побеги без верхушек. Сравнение побегов с верхушками и без них показало, что у *A. tataricum* и *A. ginnala* побеги без верхушек имели больше метамеров и были длиннее, чем побеги с верхушечными почками. У *A. tegmentosum*, наоборот, без верхушек были менее длинные побеги (табл. 6).

Характерной особенностью некоторых исследованных видов оказалось внутрипочечное ветвление, которое приводило к образованию в пазухе листа не 1, а 3 и даже 5 почек. Это наблюдалось у *A. negundo*, *A. rubrum* и *A. saccharinum*. Увеличение числа почек в пазухе листа происходило у них не за счет образования сериальных почек, а за счет образования дочерних (вторичных) почек в пазухах нижних чешуй материнской (первичной) почки. Примордии этих почек быстро развивались, в них закладывалось много зачатков, и к осени они часто были такой же величины, как и материнские почки. Эти крупные дочерние почки развивались обычно как генеративные. Весной из них распускались специализированные генеративные побеги без зеленых листьев.

Особенно обильное внутрипочечное ветвление наблюдалось у *A. negundo*. В его почках наблюдалось 2 порядка ветвления. В них развивались не только дочерние (вторичные), но и внучатые (третичные) почки, формирующиеся в пазухах чешуй дочерних почек. Как дочерние, так и внучатые почки обычно были генеративными с флоральным апексом. Материнская же почка могла быть как с флоральным, так и с вегетативным апексом. Вегетативный апекс имели материнские почки в пазухах верхних листьев родительского побега. А материнские почки, расположенные в пазухах нижних листьев и в области почечного кольца родительского побега, всегда имели флоральный апекс. У верхушечной почки побега апекс был всегда вегетативным. Наши наблюдения по расположению флоральных апексов в пазушных почках клена ясенелистного подтвердили данные Г. П. Белостокова (1961), изучавшего структуру генеративных побегов у этого вида и отметившего различия в их структуре в зависимости от различного положения на оси годичного родительского побега.

В таком пространственном распределении флоральных апексов в пределах системы побегов, вырастающих из разветвленной почки *A. negundo*, явно прослеживается тенденция перехода апекса в генеративное состояние в самом начале вегетационного периода, но не в более поздние сроки. Это обеспечивает более длительное развитие зачатков генеративных органов внутри почки в течение вегетационного периода и раннее их распускание и цветение весной следующего года. У *A. saccharinum* и *A. rubrum* формирование флорального апекса характерно для дочерних чешуепазушных почек. Все 3 вида относятся к группе раноцветущих (Артюшенко, Соколов, 1955; Wilson, 1966; Аксенова, 1975). У сеянцев клена ясенелистного, еще не перешедших в генеративную фазу онтогенеза, дочерние чешуепазушные почки не образуют флоральных апексов. Показано, что их дочерние и внучатые почки создают большой

резерв спящих почек, что обеспечивает порослевое возобновление у этого вида (Казанский, 1973).

У видов *A. platanoides, A. ukurunduense, A. tegmentosum, A. tataricum* и *A. ginnala* мы наблюдали совершенно другой тип внутрипочечного ветвления. Зачатки дочерних почек появлялись у них тоже в пазухах нижних чешуй материнской почки, но всегда были мелкими, слабо развитыми и в дальнейшем оставались спящими почками. Такие почки особенно часто наблюдались у татарского клена, у других видов они встречались реже. Таким образом, оба типа внутрипочечного ветвления обеспечивали образование только чешуепазушных зачатков почек. Листопазушные зачатки почек появлялись только после распускания почки уже в период видимого роста побега. Обнаруженные нами различия в развитии чешуепазушных и листопазушных почек подтвердили ранее опубликованные наблюдения других авторов, изучавших почки кленов (Артюшенко, Соколов, 1955; Ефимова, 1966; Тихонов, 1974—1977).

У *A. platanoides* мы обнаружили 3-й тип внутрипочечного ветвления, приводящий к образованию листопазушных зачатков почек. Это внутрипочечное ветвление наблюдалось только в вегетативно-генеративных почках. Анализ проб почек, взятых в разные сроки вегетационного периода, показал, что примордии этих почек появлялись в пазухах верхних зачатков листьев одновременно с появлением зачатка соцветия. В первых числах июля они были уже хорошо видны. При дальнейшем их развитии в течение июля и августа в них начинали закладываться зачатки листьев, а не чешуй, как это обычно происходит при развитии зачатков пазушных почек. В конце августа первая и часто единственная пара у этих дочерних почек представляла собой зачатки листьев с нормально развитыми зачатками пластинок. Чешуй у этих дочерних почек вообще не было. Весной при распускании материнской почки эти дочерние почки тоже распускались. Их листья росли одновременно с листьями и соцветием материнской почки. У них не было почечного кольца, потому что не было чешуй, а их первое междоузлие (гипоподий) часто сильно вытягивалось. Отсутствием почечного кольца, длинным первым междоузлием и хорошо развитыми первыми листьями эти боковые силлептические побеги клена остролистного оказались похожими на боковые силлептические побеги, описанные у тропических деревьев (Tomlinson, 1978).

Таким образом, из материнской (первичной) почки с заложенным в ней зачатком соцветия у клена остролистного развивался разветвленный вегетативно-генеративный побег с боковыми силлептическими побегами, выросшими из дочерних (вторичных) почек, расположенных непосредственно под зачатком соцветия (рис. 2). При развитии такого разветвленного побега не проявлялось апикального доминирования. Наоборот, наблюдалась стимуляция развития боковых зачатков в почке и последующего роста силлептических побегов при распускании почки. Боковые силлептические побеги на вегетативно-генеративных побегах клена остролистного всегда были вегетативными, но в их верхушечных почках, формирующихся на протяжении вегетационного периода, часто закладывались зачатки соцветий, которые распускались в следующем году. Такой характер развития силлептических побегов дал повод для появившегося в научных публикациях ошибочного утверждения о том, что цветочные почки *A. platanoides* формируются в течение 2 вегетационных периодов и зимуют дважды (Ефимова, 1966). «Первым» из 2 вегетационных периодов считался, вероятно, тот, в котором закладывался пазушный примордий будущего бокового силлептического побега, а «вторым» — вегетационный период, в котором вырастал этот побег и формировалась его верхушечная почка с зачатком соцветия. На самом деле цветочная почка *A. platanoides* формируется в течение только одного вегетационного периода и зимует один раз. В первый вегетационный период в почке формируется зачаток разветвленного элементарного побега, у которого под зачатком верхушечного соцветия закладываются пазушные зачатки боковых силлептических побегов. А в следующем вегетационном периоде вырастает этот разветвленный побег и на его боковых силлептических побегах формируются новые верхушечные почки, в которых часто, хотя и не всегда, закладываются зачатки соцветий. Мы обнаружили

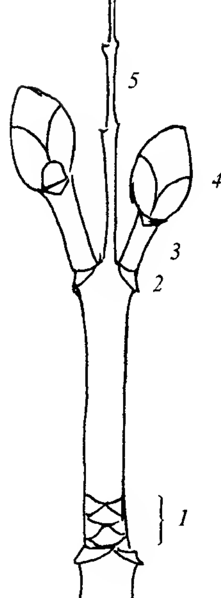


Рис. 2. Разветвленный элементарный вегетативно-генеративный побег *A. platanoides*.

1 — почечное кольцо, *2* — листовой рубец, *3* — боковой силлептический побег, *4* — верхушечная почка бокового силлептического побега, *5* — засохшая ось соцветия.

их в 15 из 20 исследованных верхушечных почек силлептических побегов. Боковые силлептические побеги развивались у *A. platanoides* только на генеративных побегах. Ни на одном из 59 исследованных вегетативных побегов мы не обнаружили их. В то же время почти 90 % исследованных генеративных побегов (48 из 54) имели их.

У других исследованных нами видов клена образование таких силлептических побегов наблюдалось очень редко или не наблюдалось совсем. Так, на женских деревьях *A. negundo* мы обнаружили их у 3 из 25 исследованных генеративных побегов, т. е. у 12 %, у *A. ukurunduense* на 3 из 42, у *A. ginnala* на 2 из 42 и у *A. tataricum* на 1 из 64 исследованных генеративных побегов. У *A. saccharinum, A. rubrum* и у мужских деревьев *A. negundo*, а также у *A. tegmentosum* мы не обнаружили ни одного генеративного побега с боковыми силлептическими побегами. Можно предположить, что образование этих побегов как-то связано с переходом апикальной меристемы материнского побега в генеративную фазу развития. Об этом свидетельствует и тот факт, что у клена остролистного время заложения зачатков силлептических побегов в материнской почке совпадает со временем заложения в ней зачатка соцветия. Такой тип образования силлептических побегов обеспечивает продолжение роста сохранившихся частей генеративных побегов на следующий год после их цветения. Если учесть, что цветущих побегов среди побегов ветвления в кроне клена остролистного бывает достаточно много, часто около одной трети всех побегов, то силлептические побеги обеспечивают поддержание ростового потенциала обильно плодоносящих скелетных осей дерева на стабильном уровне.

На генеративных побегах *A. tataricum* и *A. ginnala* тоже часто развиваются боковые побеги в узле под соцветием, но силлептических среди них бывает гораздо меньше, чем у *A. platanoides*. Это различие между ними может быть связано с тем, что *A. platanoides* теневынослив, а *A. ginnala* и *A. tataricum* светолюбивы. Образование силлептических побегов обеспечивает теневыносливому виду более быстрое возобновление ассимилирующей листовой поверхности и тем самым более экономное расходование ассимилятов.

По структуре генеративных побегов исследованные виды четко разделились на 2 группы. У североамериканских видов (*A. negundo, A. saccharinum, A. rubrum*) генеративные побеги были специализированными, т. е. без зеленых листьев. У остальных исследованных видов генеративные побеги имели зеленые листья, т. е. были вегетативно-генеративными.

Некоторое исключение в группе видов со специализированными генеративными побегами составили женские деревья *A. negundo*. Примерно у 30 % их генеративных побегов формировались мелкие и рано опадающие зеленые листья. Такие побеги оставались живыми, но на следующий год они не давали заметного прироста и позже отмирали.

У неспециализированных вегетативно-генеративных побегов *A. platanoides, A. ginnala, A. tataricum, A. ukurunduense* и *A. tegmentosum* после цветения и плодоношения отмирали только верхние метамеры, входящие в состав соцветия, а нижние метамеры, с чешуями и зелеными листьями, оставались живыми. Вегетативно-генеративные побеги занимали в системе побегов обычно верхушечное положение, развиваясь чаще всего из верхушечных почек и гораздо реже — из пазушных. По числу метамеров с чешуями — признаку, характерному для каждого вида, — генеративные побеги не отличались от вегетативных.

Таким образом, особенности структуры генеративных побегов разных видов коррелировали с длительностью их жизни и положением в системе побегов. Способ нарастания многолетних осей тоже коррелировал с характером генеративных побегов. У *A. negundo, A. saccharinum* и *A. rubrum* мы наблюдали только моноподиальное нарастание осей, а у остальных видов — как моноподиальное, так и симподиальное. Постоянное моноподиальное нарастание многолетних осей в системе побегов у видов первой группы обусловлено тем, что апексы их верхушечных почек всегда оставались вегетативными.

У видов с неспециализированными вегетативно-генеративными побегами нарастание осей побегов происходило симподиально. В то же время вегетативные верхушечные почки обеспечивали у этих видов и моноподиальное нарастание. Это различие в способах нарастания многолетних осей побегов нашло отражение в форме скелетных ветвей верхних частей кроны. У видов со специализированными генеративными побегами верхние скелетные ветви кроны выглядели более длинными и менее разветвленными, чем у видов с вегетативно-генеративными побегами.

Подводя итог сравнению структур отдельных элементарных побегов и побеговых систем исследованных видов клена, можно сделать вывод, что морфогенез их регулируется на разных уровнях структурной организации дерева. Число метамеров в элементарном побеге регулируется на уровне отдельного побега во время внутрипочечной фазы развития. Длина побега определяется во время внепочечной фазы и регулируется не столько на уровне отдельного побега, сколько на уровне системы побегов. Для заложения и формирования зачатков метамеров почке требуется несравнимо меньше питательных веществ, пластического материала, чем для разрастания этих зачатков в период видимого роста побегов. Поэтому при ограничении поступления питательных веществ уменьшение роста метамеров во время внепочечной фазы происходит гораздо сильнее, чем уменьшение заложения зачатков метамеров внутри почки. Самое малое количество пластического материала необходимо для формирования метамеров, образующих почечное кольцо. Известно, что при развитии чешуй образуется меньше клеток, дифференцируется меньше разных тканей, чем при развитии зачатков листьев (Шилова, 1963, 1967). Поэтому и варьирование числа метамеров с чешуями оказывается минимальным. Это свидетельствует об относительной автономности процесса заложения метамеров на апексе побега, об относительной независимости его от условий, определяющих видимый рост побега, то есть от обеспечения его пластическим материалом на уровне целого растения или, по крайней мере, на уровне какой-то части его побеговой системы.

Сравнительный анализ структуры побеговых систем исследованных видов показал, что она определяется особенностями их генеративных побегов. Виды со специ-

ализированными генеративными побегами (*A. negundo, A. rubrum, A. saccharinum*) отличаются от остальных исследованных нами видов с неспециализированными генеративными побегами прежде всего способом нарастания многолетних осей: у первых он только моноподиальный, у вторых моно-и симподиальный. В побеговой системе генеративные побеги у первых занимают всегда боковое положение, не образуют боковых вегетативных силлептических побегов и отмирают после цветения и плодоношения. У видов с неспециализированными генеративными побегами последние занимают в побеговой системе преимущественно верхушечное положение, способны к образованию боковых силлептических побегов и вегетативные части генеративных побегов живут много лет, входя в состав многолетних осей.

Особенности структуры генеративных побегов жестко определены генетической программой вида. Условия обеспечения пластическим материалом во время внутри- и внепочечной фаз их развития не могут изменить их структуры, хотя саму возможность их развития определить могут, так как при хороших условиях почвенного и светового питания генеративных побегов на растении образуется больше. Особенности побеговых систем, связанные с характером структуры генеративных побегов, такие как их боковое или верхушечное положение, сроки жизни, наличие силлептического ветвления, также определяются генетической программой, и разное снабжение побеговых систем пластическим материалом для роста не меняет этой программы.

Заключение

Число метамеров в элементарных побегах у разных видов *Acer* L. варьирует во много раз меньше, чем длина элементарных побегов. Число метамеров в почечных кольцах элементарных побегов наиболее постоянно и видоспецифично, различаясь у разных видов *Acer*. Характер внутрипочечного ветвления различается у разных видов *Acer*. Структура побеговых систем скелетных ветвей кроны в значительной степени определяется характером структуры генеративных побегов. У *A. negundo, A. saccharinum, A. rubrum* специализированные генеративные побеги всегда занимают в системе побегов боковое положение и отмирают после цветения и плодоношения. Верхушечные почки вегетативных побегов у этих видов всегда остаются вегетативными, и многолетние оси побегов нарастают только моноподиально. У *A. platanoides, A. tataricum, A. ginnala, A. ukurunduense* и *A. tegmentosum* не специализированные вегетативно-генеративные побеги занимают в системе побегов чаще всего верхушечное положение и вегетативные части их после цветения не отмирают, входя в состав многолетних симподиальных осей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенова Н. А. Клены. М., 1975. 96 с.

Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных пород // Тр. БИН АН СССР. 1955. Сер. 6. Вып. 4. С. 139—156.

Белостоков Г. П. Строение генеративных побегов клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 6. С. 863—869.

Ефимова М. А. Время заложения и формирования почек у некоторых древесных пород // Матер. по флоре и растительности СССР. Л., 1966. С. 224—237.

Замятнин Б. Н. Род клен // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 405—499.

Казанский В. Д. Спящие почки и их роль в порослевом возобновлении клена ясенелистного // Лесоведение. 1973. № 1. С. 71—77.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 159 с.

Пояркова А. И. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. // Тр. БИН АН СССР. 1933. Сер. 1. Вып. 1. С. 225—374.

Пояркова А. И. Род клен — *Acer* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 580—622.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

Тихонов В. И. К биологии спящих почек у некоторых видов рода *Acer* L. // Лесоведение. 1974. № 1. С. 43—47.
Тихонов В. И. Система весеннего вегетативного побега у *Acer tataricum* L. в развитии // Биол. науки. 1975. № 5. С. 57—62.
Тихонов В. И. Взаимосвязь структур вегетативного побега *Acer negundo* L. в развитии // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 885—890.
Тихонов В. И. Ритм внутрипочечного развития вегетативного и генеративного побегов на примере клена ясенелистного // Лесоведение. 1977. № 3. С. 47—52.
Шилова Н. В. О строении и периодичности появления чешуй и листьев у грецкого ореха (*Juglans regia* L.) // Тр. БИН АН СССР. 1963. Сер. 4. Вып. 16. С. 101—113.
Шилова Н. В. Приспособление вечнозеленых кустарников к условиям севера. Л., 1967. 62 с.
Critchfield W. B. Shoot growth and heterophylly in *Acer* // J. Arnold Arboretum. 1971. Vol. 52. N 2. P. 240—266.
Functional-structural tree models // Silva Fennica. 1997. Vol. 31. N 3. P. 235—380.
Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.
Kozlowski T. T. Growth and development of trees. N. Y., London, 1971. Vol. 1. 443 p.
Room P. M., Mailette I., Hanan J. S. Module and metamer dynamics and virtual plants // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 105—157.
Tomlinson P. B. Branching and axis differentiation in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press. 1978. P. 575—581.
Wilson B. F. Development of shoot system of *Acer rubrum* L. // Harvard forest paper. 1966. N 4. P. 1—21.

SUMMARY

The structure of elementary shoots and shoot system in 8 maple species is studied. The number of metamers in elementary vegetative shoots is many times less variable, than their lenght. The most constant and species-specific is the number of metamers with bud scales. Inside the buds, various types of secondary bud development can be observed. The shoot system pattern in the maple species is determined by characteristic structure of their generative shoots. Distinctions in the shoot system structure are revealed as to the species with specialized generative shoots and those with vegetative-generative shoots.

УДК 581.4 : 581.174 : 633.264 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© **Ю. В. Венжик,[1] Т. С. Николаевская[2]**

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

Y. V. VENZHIK, T. S. NIKOLAEVSKAYA. STRUCTURAL FEATURES OF LEAF MESOPHYLL IN *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

[1] Петрозаводский государственный университет
[2] Институт биологии Карельского научного центра РАН
Петрозаводск
Поступила 14.08.2000

Изучены структурные особенности листа взрослых растений и проростков *Festuca pratensis* — типичного мезофитного злака с фестукоидным типом листа. В хлоренхиме овсяницы выделен один ряд клеток удлиненной формы (палисадных), лежащих под абаксиальной эпидермой. По своим размерам, форме и количеству хлоропластов они отличаются от округлых губчатых клеток, расположенных в центральной части мезофилла листа.
Ключевые слова: мезофилл, хлоропласты, *Festuca pratensis*.

Мезофилл листа у двудольных растений включает в себя 2 типа клеток: палисадные и губчатые, различающиеся по структуре, плоидности и функциям. Однако для

однодольных четкая дифференцировка клеток хлоренхимы листа не характерна. Так, у большинства фестукоидных злаков мезофилл считается гомогенным (Brown, 1958; Николаевский, 1972; Carolyn et al., 1973; Foggi, Rossi, 1996; Поздеев, 1999).

Строение хлоренхимы листа мезофитного злака овсяницы луговой изучено, на наш взгляд, недостаточно. Это обстоятельство вызвало необходимость исследовать ее вновь и оценить степень структурной однородности клеток мезофилла.

Материал и методика

Объектом данного исследования послужили взрослые растения овсяницы сорта Карельская, собранные в 1998—1999 гг. на территории агробазы Института биологии Карельского научного центра РАН, и 10-дневные проростки, выращенные в люминостате при постоянном освещении 8 килолюкс и температуре 25 °С. Структура мезофилла листа изучалась на временных и постоянных препаратах поперечных срезов, приготовленных по общепринятым методикам (Аксенов, 1967; Фурст, 1979). Размеры клеток хлоренхимы и число хлоропластов в них определялись на мацерированном материале по методике А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой (1978). Число хлоропластов, приходящихся на единицу площади (10^4 мкм^2) и объема (10^4 мкм^3), рассчитывали как отношение количества хлоропластов в клетке к ее площади и объему. Данные обрабатывались статистически (Зайцев, 1973).

Результаты и их обсуждение

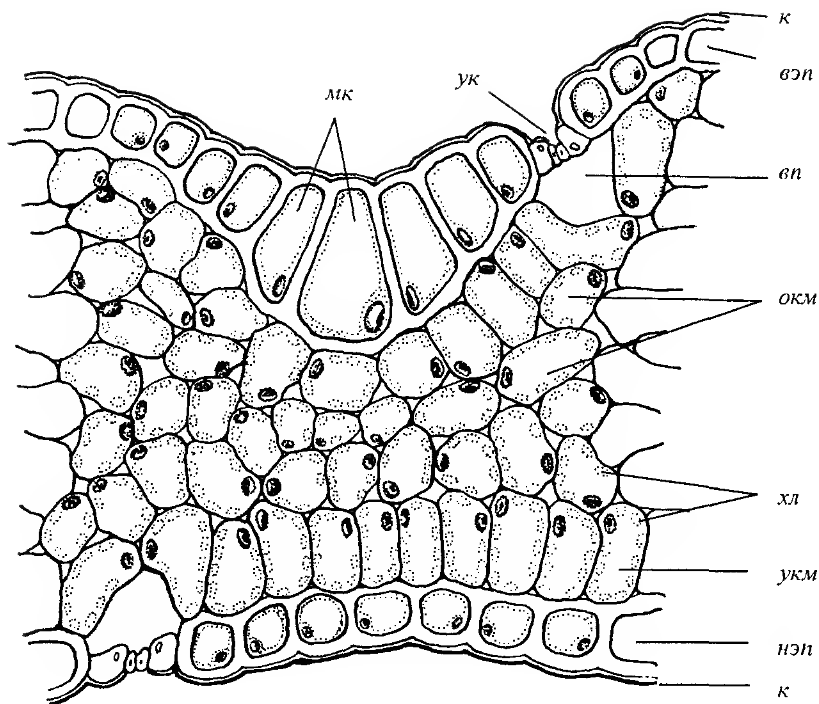
Считается, что хлоренхима листа фестукоидных злаков состоит из клеток приблизительно одинаковой формы и размеров (Metcalfe, 1960; Николаевский, 1972; Цвелев, 1976). Однако, анализируя число хоропластов в клетках ассимиляционной паренхимы листа овсяницы луговой, мы обратили внимание на различия клеток, располагающихся непосредственно под эпидермой и в более глубоких слоях мезофилла. Так, под абаксиальной эпидермой выделялся плотный слой продолговатых по форме палисадных клеток, длина которых в 2 раза превышала ширину. Клетки центральной части мезофилла (губчатые), наоборот, имели округлую форму и размещались рыхло, между ними находились крупные или мелкие межклетники (см. рисунок). Структура клеток мезофилла была сходной: тонкие оболочки, крупная центральная вакуоль, занимающая почти все пространство, ядро с ядрышком и многочисленные дисковидной формы хлоропласты, расположенные в постенном слое цитоплазмы (см. рисунок).

Морфометрический анализ подтвердил, что клетки внутренних и наружных слоев хлоренхимы различаются по своим параметрам. Губчатые клетки по длине, площади и объему были несколько меньшими, чем палисадные клетки (см. таблицу).

Как у проростков, так и у взрослых растений различия оказались достоверными (при доверительном уровне значимости 95—99.9 %). Более существенной оказалась разница между удлиненными и округлыми клетками в отношении численности основных фотосинтезирующих структур — хлоропластов. Их среднее число на клетку и на единицу ее площади и объема в палисадной ткани взрослых растений было больше, чем в губчатой. У проростков клетки той и другой ткани достоверно различались только по одному параметру — числу хлоропластов в клетке (см. таблицу).

Таким образом, в ассимиляционной паренхиме листа овсяницы луговой выделяются палисадные клетки, прилегающие к абаксиальной эпидерме и отличающиеся несколькими морфометрическими параметрами от губчатых, расположенных в центральной части мезофилла. Неоднородность хлоренхимы обнаруживается уже на ранних фазах развития (десятидневные проростки) растений овсяницы.

Известно, что виды с четкой и с невыраженной структурной дифференцировкой хлоренхимы на различные типы тканей встречаются как непосредственно в пределах



Строение мезофилла листа генеративного побега *Festuca pratensis*.

вп — воздухоносная полость, *вэп* — верхняя эпидерма, *к* — кутикула, *мк* — моторные клетки, *нэп* — нижняя эпидерма, *окм* — округлые клетки мезофилла, *ук* — устьичный комплекс, *укм* — удлиненные клетки мезофилла, *хл* — хлоропласты.

Количественные характеристики клеток мезофилла листа овсяницы луговой

Параметры клеток мезофилла	Взрослые растения		Проростки	
	удлиненные клетки	округлые клетки	удлиненные клетки	округлые клетки
Длина, мкм	34.2 ± 0.5	25.1 ± 0.3**	31.4 ± 0.7	20.8 ± 0.5**
Ширина, мкм	17.3 ± 0.3	18.7 ± 0.3**	14.2 ± 0.3	14.5 ± 1.5
Длина/ширина	2.1	1.4**	2.2	1.5**
Площадь, мкм^2	595 ± 14.2	480 ± 12.7**	448 ± 15.2	304 ± 11**
Объем, тыс. мкм^3	5.7 ± 0.2	5.0 ± 0.2*	3.9 ± 0.3	2.4 ± 0.2**
Число хлоропластов в клетке, шт.	19 ± 0.4	13 ± 0.3**	16 ± 0.3	11 ± 0.3**
Число хлоропластов на 10^4 мкм^2 клетки	336 ± 16	297 ± 12*	354 ± 16	316 ± 11
Число хлоропластов на 10^4 мкм^3 клетки	41 ± 3	32 ± 2*	50 ± 4	44 ± 2

Примечание. Различия между удлиненными и округлыми клетками: * — $p > 0.5$; ** — $p > 0.01$.

рода *Festuca*, так и внутри семейства злаков (Metcalfe, 1960; Атрашенок и др., 1979; Renvoize, 1982, 1986). Например, В. Г. Николаевский (1970) описал у ряда овсяниц-ксерофитов хорошо развитые 1—2 слоя палисадной паренхимы, располагающейся только под абаксиальной эпидермой. Автор обосновал эту морфологическую особенность лабильностью структуры листа злаков и влиянием различных экологических факторов. В нашем случае удлиненные палисадные клетки также обнаружены под абаксиальной эпидермой, тогда как под адаксиальной эпидермой клетки хлоренхимы визуально мало отличались от губчатых.

Представляется, что тип мезофилла листа овсяницы луговой можно, по всей вероятности, классифицировать как переходный между дифференцированной и недифференцированной хлоренхимой. Вопрос о причинах формирования именно такого строения мезофилла остается открытым, хотя не исключено, что это одно из проявлений пластичности данной структуры и ее изменчивости под влиянием специфических экологических условий Северо-Запада. Для подтверждения этих предположений, естественно, необходимы дальнейшие исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенов Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных препаратов // Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. науки. 1967. № 11. С. 125—127.

Атрашенок Н. В., Хотылева Л. В., Ильченко В. П., Рубан В. В. Исследование структуры хлоропластов клеток мезофилла листа пшеницы // Докл. АН БССР. 1979. Т. 23. № 10. С. 941—943.

Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119—132.

Николаевский В. Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1442—1449.

Николаевский В. Г. О типах структуры листа у злаков // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 313—321.

Поздеев А. Н. Форма и полиморфизм клеток мезофилла листа злаков. Саратов, 1999. 17 с.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Brown W. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. 1958. Vol. 119. N 3. P. 170—178.

Carolyn R. S., Jacobs S. W. L., Vesk M. The structure of cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae* // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. N 4. P. 259—274.

Foggi B., Rossi G. A survey of the *Festuca* L. (*Poaceae*) in Italy. I. The species of the summit flora in the Tuscan-Emilian Apennines and Apuan Alps // Willdenowia. 1996. Vol. 26. N 1—2. P. 183—215.

Metcalfe C. R. Anatomy of the Monocotyledons. 1. *Gramineae*. Oxford, 1960. 731 p.

Renvoize S. A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. II. *Arundinelleae* // Kew Bull. 1982. Vol. 37. N 3. P. 489—495.

Renvoize S. A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. IX. *Centothecoideae* // Kew Bull. 1986. Vol. 41. N 2. P. 339—342.

SUMMARY

Structural features of the leaf mesophyll in a typical mesophytic grass *Festuca pratensis* (*Poaceae*) were studied. Usually the mesophyll of festucoid grasses has been described as homogenous. However, two types of cells were observed in the mesophyll of *Festuca pratensis*: elongated cells located under the epidermis and rounded cells in the central part of the mesophyll. These types of cells differ from each other by their size and the number of chloroplasts.

УДК 582.998 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© А. Н. Сенников, И. Д. Илларионова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ВИДОВ РОДА *PRENANTHES* S. L. (*ASTERACEAE*)

A. N. SENNIKOV, I. D. ILLARIONOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF ACHENES IN THE GENUS *PRENANTHES* S. L. (*ASTERACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.02.2000

Изучены морфологические и анатомические признаки семянок 11 видов рода *Prenanthes* s. l., представляющих подроды *Prenanthes* и *Nabalus*, а также 1 вида рода *Faberia*. Дана характеристика строения семянки, описаны варианты разнообразия строения и предложена схема эволюционных преобразований семянки. Приведены свидетельства в пользу объединения родов данной группы в 1 род *Prenanthes*.
Ключевые слова: морфология, анатомия, электронная микроскопия, карпология, систематика, эволюция, *Prenanthes*, классификация.

Род *Prenanthes* L. является одним из крупных родов трибы *Cichorieae* Lam. et DC. Система этого рода еще недостаточно разработана, а его объем по-прежнему является предметом дискуссий. В современных системах трибы *Cichorieae*, предложенных в последние 50 лет, род *Prenanthes* наиболее тесно сближается с родом (или группой родов) *Lactuca* L. s. l. В системе G. L. Stebbins (1953) *Prenanthes* был помещен в *Prenanthes-Lactuca* line среди широко понимаемой подтрибы *Crepidiinae* Dum. C. Jeffrey (1966) преобразовал эту группу в *Prenanthes*-series в пределах *Crepis*-subgroup (*Cichorium* group), включавшей в себя род *Lactuca*. Наконец, в наиболее разработанной и удачной системе K. Bremer (1994) роды *Prenanthes* s. l. и *Lactuca* s. l. были помещены в особую подтрибу *Lactucinae* Dum.

Около 40 видов *Prenanthes* s. l. произрастают преимущественно в горных районах Европы, Кавказа, Восточной Азии и Северной Америки. Отдельные виды, описанные из Гималаев, должны быть исключены из этого рода и отнесены к *Cicerbita* Wallr. s. l. (Rechinger, 1977). Немногочисленные виды *Prenanthes*, описанные из Африки, к сожалению, остались за пределами нашего внимания из-за отсутствия доступного гербарного материала, но их родовая принадлежность представляется нам сомнительной. Эндемик Канарских островов *Prenanthes pendula* Sch. Bip. после долгой дискуссии (Perez de Paz, 1976; Kim et al., 1996) был переведен нами в род *Sonchus* (Sennikov, Illarionova, 1999). Такие виды, как малоазиатский *P. suberosa* (=*Sonchus suberosus*) и центрально-азиатский *P. angustifolia* Boulos (=*Sonchus dentatus* Ledeb.), перенесенные L. Boulos (1962) в род *Prenanthes*, требуют специального исследования.

Многие авторы таксономических обработок (Gleason, Cronquist, 1991) предпочитали рассматривать *Prenanthes* в традиционно широком объеме. В последние годы ряд исследователей (Shih, 1987, 1997; Баркалов, 1992; Bremer, 1994) восстановили описанный H. Cassini (1825) род *Nabalus* Cass., охватывающий все американские и бо́льшую часть азиатских видов. Также был выделен небольшой род *Notoseris* C. Shih (Shih, 1987, 1995) из горных районов юго-западного Китая. Самостоятельность этих родов была признана в монографии сем. *Asteraceae* (Bremer, 1994) и в нашем обзоре группы *Prenanthes* s. l. (Сенников, 2000). С родом *Prenanthes* иногда объединяют (Bremer, 1994) небольшой (4—6 видов, согласно монографическому обзору Beauverd (1910) и обработке C. Shih (1997)) род *Faberia* Hemsl., эндемичный для юго-западного Китая.

Границы между этими сегрегатами не представляются достаточно ясными. Shih и Bremer использовали следующие признаки для разграничения этих родов: количество цветков в корзинке, окраску венчика, наличие или отсутствие ребер семянки. Наши собственные наблюдения показали, что ни количество и окраска цветков, ни дополнительные признаки (форма листьев, габитус растения) не могут быть исполь-

зованы при разграничении этих мелких родов, не являясь специфическими для любого из них. В кратком конспекте системы группы *Prenanthes* (Сенников, 2000) мы предложили следующие разграничительные признаки.

Prenanthes s. str. — семянки с 5 едва выраженными ребрами или гладкие. Щетинки паппуса белоснежные или желтоватые. Корзинки с 8—30 цветками, поникающие или прямостоячие; венчики пурпурные или желтые. Короткокорневищные многолетники.

Nabalus — семянки с 10—20 слабо выраженными ребрами или почти гладкие. Щетинки паппуса желтоватые или рыжеватые. Корзинки с 5—30 цветками, поникающие или прямостоячие; венчики белые, желтые или пурпурные. Двулетники со стержневым корнем.

Notoseris — семянки с 10—20 слабо выраженными ребрами. Щетинки паппуса кремово-белые. Корзинки с 3—5 пурпурными цветками, поникающие; венчики пурпурные. Короткокорневищные многолетники.

Ни один из использованных признаков не является уникальным для какого-либо из этих таксонов. Считая вопрос об их ранге открытым, в данном исследовании мы используем видовые названия в роде *Prenanthes*.

Род *Faberia* характеризуется слаборебристыми семянками и жизненной формой корневищного многолетника. В отличие от имеющего эти же признаки рода *Notoseris* корзинки *Faberia* содержат большее количество цветков. Поскольку в роде *Nabalus* отмечено большое варьирование количества цветков в корзинке, этот признак может не иметь значения при разграничении родов.

Принятое таксономическое положение рода *Prenanthes* в подтрибе *Lactucinae* мы считаем недостаточно обоснованным. Данные молекулярных исследований последних лет (Whitton et al., 1995; Kim et al., 1996) не подтверждают родственных связей *Prenanthes* и *Lactuca*.

Кариологическое исследование отдельных представителей рода *Prenanthes* было предпринято со следующими целями: 1) выявление дополнительных признаков, пригодных для разграничения родов (или подродов) *Prenanthes*, *Nabalus* и *Notoseris* и установления их ранга; 2) поиск дополнительных данных, свидетельствующих о родственных связях *Prenanthes* s. l. с другими группами родов. Кариологический метод приносит хорошие результаты в изучении семейства *Asteraceae* и хорошо зарекомендовал себя в изучении трибы *Cichorieae* Lam. et DC., где во многих случаях позволяет высказывать определенные суждения о границах таксонов и их предположительном родстве (Pak, Kawano, 1990a, 1990b; Pak, Bremer, 1995; Сенников, Илларионова, 2001а, б).

Материал и методика

Изучено морфологическое и анатомическое строение семянок 11 видов *Prenanthes* s. l., относящихся к подродам *Prenanthes* (*P. purpurea* L., *P. petiolata* (C. Koch) Sennik., *P. abietina* (Boiss. et Balansa) Kirp.) и *Nabalus* (Cass.) Babc., Stebb. et Jenkins [*P. altissima* L., *P. crepidinea* Michx., *P. serpentaria* (Pursh) Hook., *P. aspera* Michx., *P. alba* L., *P. blinii* (Lévl.) Kitag. (=*P. ochroleuca* (Maxim.) Hemsl., non Raf., *P. maximowiczii* Kirp.), *P. acerifolia* (Maxim.) Makino, *P. tatarinovii* Maxim.] и одного вида рода *Faberia* (*F. ceterah* Beauverd). Для исследования каждого вида были взяты по 1—2 гербарных образца.

Материал для исследования был взят из Гербариев Ботанического института РАН (LE) и Вены (W).

Список образцов исследованных видов.

Faberia ceterah: China, NE-Yunnan, patures des mont derrière Song-tchouan, E. E. Maire (W).

Prenanthes abietina: Россия, окр. г. Сочи, Кардыбач, 25.08.1996, Н. Портениер (LE); Абхазия, Папавский хр., путь на Алконста, сырой буковый лес, 8.08.1932, N 2162, П. Панютин (LE).

P. acerifolia: Japonia, Kyushu, Prov. Ooita, Tsurumidake, 2.10.1961, N 7337, M. Togashi (LE); Japan, Hondo, Mt. Mitake et Misashi, 29.10.1956, N 1392, K. Okamoto (LE).

P. alba: USA, Easton, 18.09.1896, N 516, A. A. Tyler (LE).

P. altissima: Missouri, Jefferson County, 6.5 mi W of De Soto, 18.09.1986, N 27418, P. H. Raven (LE).

P. aspera: USA, Iowa, Johnson County, 9.09.1909, N 3872, M. P. Somes (LE).

P. blinii: Japan, Uji Yamada, Ise City, Mie Pref., 1924, N 195938, T. Makino (LE).

P. crepidinea: USA, Missouri, 7.5 mi NW of Knox City, 19.09.1950, N 70685, J. A. Steyermark (LE).

P. petiolata: Кабардино-Балкария, 20.08.1990, Н. Портениер (LE).

P. purpurea: Polonia merid., distr. Nowy Sacz, Zegiestów Zdrój, in silva, 23.08.1938, sine coll. (LE).

P. serpentaria: USA, Alabama, S. Buckley (LE).

P. tatarinovii: Китай, Гиринськая пров., уезд Аньшу, гора Найноушань, 1951, N 4239, Liou Tchen-ngo (LE).

Семянки размачивались в смеси спирта с глицерином и водой (1 : 1 : 1). Поперечные срезы семянок получены с помощью замораживающего столика. Готовые препараты заключались в глицерин-желатин. Срезы выполнены отдельно в верхней, средней (в области семядолей) и нижней частях семянок, взятых из внутренней и наружной частей корзинки; сравнение и описание проводилось по срезам в средней и нижней частях семянки. Для окраски срезов применялся сафранин. Рисунки с препаратов сделаны с помощью рисовального аппарата РА-7. Морфология плодов изучалась под бинокулярной лупой МБС-2. Исследование скульптуры поверхности семянок (10 видов рода *Prenanthes*) проводилось на сканирующем электронном микроскопе JSM-35C.

Для описания поверхности семянки мы принимаем терминологию W. Barthlott (1981, 1984), выделяя 2 уровня скульптуры поверхности семянки: первичный и вторичный. Третичный уровень, охватывающий признаки эпикутикулярных наслоений, в роде *Prenanthes* не выявлен. Описание поверхности выполнено по фрагментам, расположенным в средней части семянки.

Результаты исследования

Морфологическое строение семянок

Семянки видов *Prenanthes* характеризуются четко выраженной совокупностью общих признаков. Семянки беловато-кремовые, соломенно-желтые или красновато-коричневые, конусовидно-цилиндрические, несколько заостренные в нижней части и усеченные на верхушке, со сглаженным краем, не сплюснутые, со слабо выраженными 10—15 ребрами (*Prenanthes* подрод *Nabalus* и *Faberia*), волнисто-ребристые или почти гладкие (подрод *Prenanthes*), без отчетливо выраженных борозд. Гетерокарпия отсутствует. Паппус мономорфный, из свободных, прямых, жестких, более или менее зазубренных (редко почти гладких), тонких или утолщенных, неопадающих, длинных щетинок.

Анатомическое строение семянок

Анатомическое строение семянок в роде *Prenanthes* достаточно разнообразно. Можно выделить следующие наиболее общие признаки. Экзокарпий однорядный, состоит из тонкостенных клеток с выростами наружных периклинальных стенок или без них. Снаружи клетки экзокарпия покрыты слоем кутикулы. Мезокарпий многорядный, с 5 главными проводящими пучками, следы которых слабо различимы в зрелой семянке. Склеренхимная ткань мезокарпия однородная, различным образом организованная, отделена от экзокарпия слоем обычно несколько лигнифицированной паренхимной ткани. Последняя представлена паренхимой либо гидроцитами.

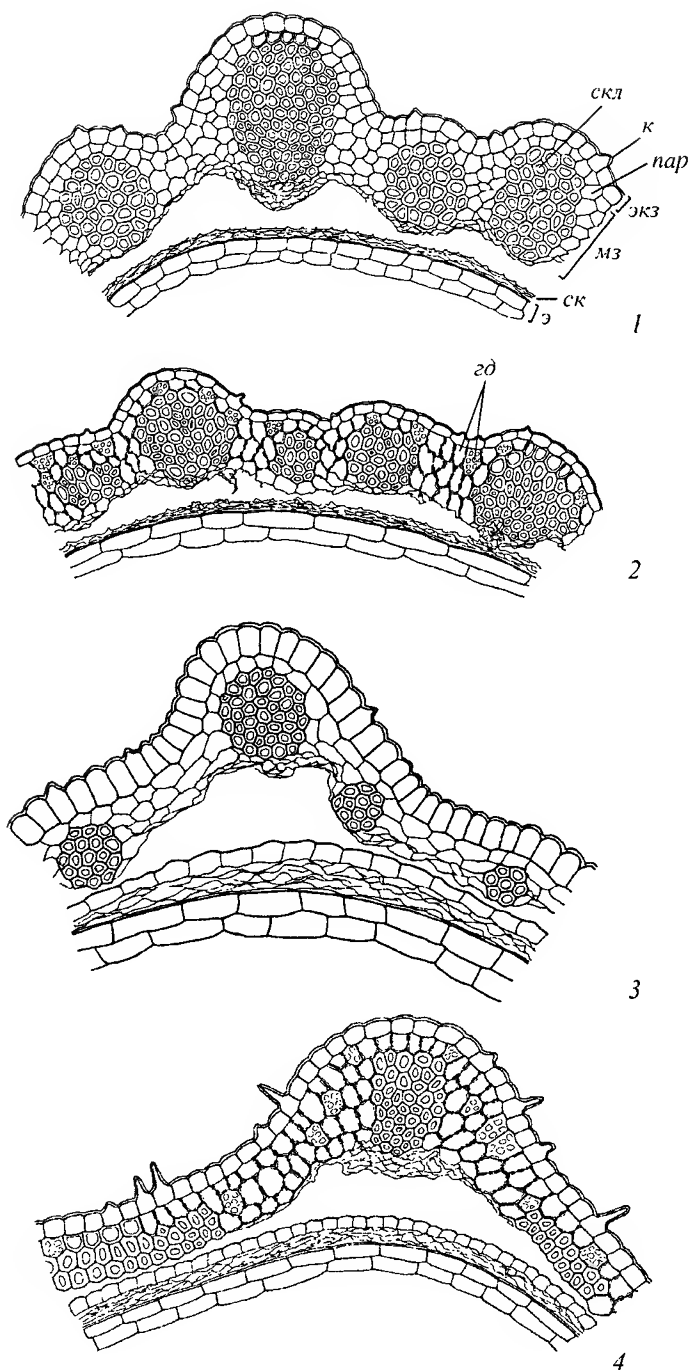
Клетки паренхимы изодиаметрические или вытянутые, с немногочисленными слабо заметными порами на стенках; гидроциты отличаются от паренхимы многочисленными крупными перфорациями клеточных стенок (*P. abietina*, см. таблицу-вклейку, *22*). Перикарпий отделяется от семенной кожуры полостью, возникающей за счет разрушения клеток внутренней зоны стенки завязи. Семенная кожура в зрелой семянке разрушена, реже сохраняется 1 ряд клеток, происходящих из эпидермы интегумента. Эндосперм образован 2 рядами клеток. Изучение зародыша не входило в задачи исследования. Мерные признаки строения перикарпия для всех изученных видов приведены в таблице.

Наибольшее разнообразие показывают признаки строения мезокарпия. В мезокарпии некоторых американских и восточноазиатских видов (*P. serpentaria* (см. рисунок, *1*), *P. crepidinea*, *P. aspera*, *P. altissima*, *P. blinii*) склеренхимные клетки организованы в округлые в сечении тяжи, обособленно проходящие по всей длине семянки. Количество тяжей — 15—20 (три первых вида) или 20—25 (два последних вида). Тяжи, под которыми проходят главные проводящие пучки перикарпия (далее — главные тяжи), заметно крупнее остальных. Ребра и ребровидные выступы поверхности семянки формируются благодаря прохождению главных и некоторых наиболее крупных второстепенных тяжей склеренхимы. Тяжи склеренхимы отделены от экзокарпия 1—2 рядами паренхимы. Несколько клеток паренхимы, расположенных над главными и некоторыми наиболее крупными второстепенными тяжами, имеют более утолщенные и лигнифицированные оболочки, что выявляется сходным окрашиванием этих клеток и прилежащих клеток склеренхимы. Паренхима между тяжами частично разрушена.

Faberia ceterah (см. рисунок, *2*) отличается от описанных выше видов наличием 1—2 рядов гидроци-

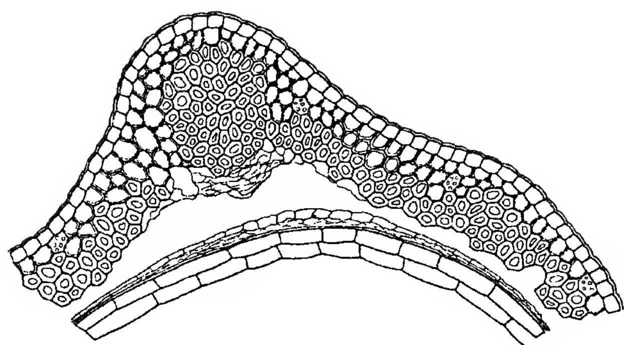
Количественные признаки морфологического и анатомического строения семянок видов *Prenanthes* s. l.

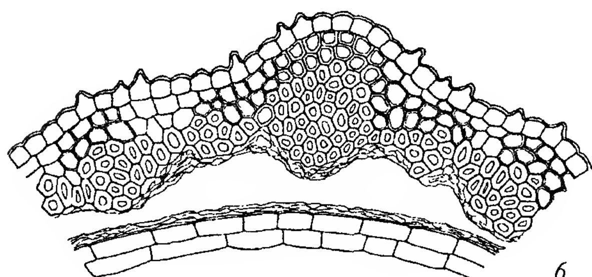
Вид	Длина семянки, мм	Ширина семянки, мм	Количество тяжей склеренхимы (по основанию)	Количество клеток склеренхимы		Количество рядов гидроцитов или паренхимы	
				в тяжах с главными проводящими пучками	во второстепенных тяжах (или рядов в кольце)	над тяжами с главными проводящими пучками	над второстепенными тяжами (или кольцом склеренхимы)
Faberia ceterah	4.8—5	0.6	18—20	25—45	15—30 клеток	(0) 1—2	1—2
Prenanthes abietina	4—4.3	0.7—0.8	кольцо	—	(2) 5—6 ряда	2—3 (4)	1—4
P. acerifolia	3.3—3.6	0.7—0.8	25—30	10—40	5—18 клеток	1—2	1—2
P. alba	4.6—5.2	0.8—1	25—30	25—40 (55)	1—5 рядов	(0) 1—2	(1) 2—3
P. altissima	3.8—4	0.7—0.8	20—25	40—60	10—35 клеток	1—2	1—2
P. aspera	5.7—6.2	0.8—1.0	15—20	40—90	20—50 клеток	1—2	1—2
P. blinii	7.6—8.1	0.8—0.9	20—25	35—55	10—30 клеток	1—2	1—2
P. crepidinea	5.6—6	0.9—1.1	15—20	50—80	10—35 клеток	1—2	1—2
P. petiolata	4.5—4.8	1.0—1.3	15—20	15—40	(1) 2—4 ряда	1—2	0—1 (2)
P. purpurea	4.3—4.5	0.8—0.9	15—17	25—65	(1) 2—4 ряда	(1) 2	1—2 (3)
P. serpentaria	5.7—6	0.9—1.1	15—20	40—90	10—40 клеток	(0) 1—2	1—2
P. tatarinovii	4—4.2	0.7—0.8	Кольцо	—	2—4 (5) рядов	(0) 1	1—2

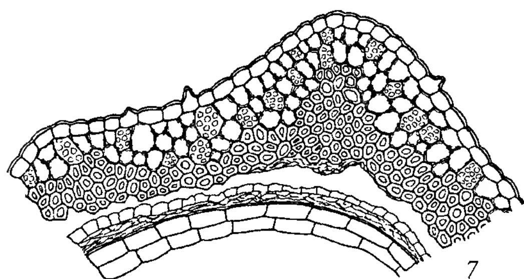


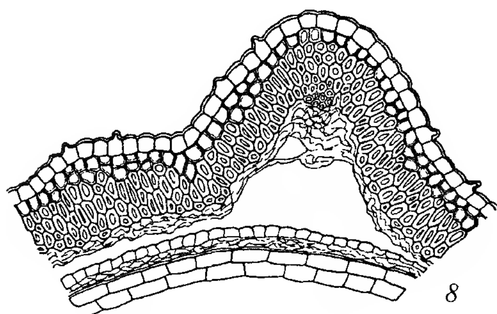
Поперечный срез зрелой семянки видов *Prenanthes* и *Faberia*.

1 — *Prenanthes serpentaria* (*к* — кутикула, *мз* — мезокарпий, *пар* — паренхима, *ск* — семенная кожура, *скл* — склеренхима, *э* — эндосперм, *экз* — экзокарпий); *2* — *Faberia ceterah* (*гд* — гидроциты); *3* — *Prenanthes acerifolia*; *4* — *P. petiolata*; *5* — *P. purpurea*; *6* — *P. alba*; *7* — *P. abietina*; *8* — *P. tatarinovii*. Масштабная линейка — 50 мкм.


5


6


7


8

Продолжение рисунка.

тов над 18—20 тяжами склеренхимы и 3—4 рядами — между тяжами. Над некоторыми тяжами гидроциты могут быть несколько более лигнифицированными.

Схожее с вышеописанным строение имеют семянки *Prenanthes acerifolia* (см. рисунок, *3*), но тяжи склеренхимы в них более мелкие и многочисленные (25—30). Паренхимная ткань над тяжами и между тяжами частично разрушена, лигнификация паренхимы отсутствует.

Несколько иначе организована склеренхима у *P. alba*, *P. purpurea* и *P. petiolata*. В мезокарпии семянок *P. petiolata* (см. рисунок, *4*) второстепенные тяжи склеренхимы тангенциально расширены, некоторые из них соединяются друг с другом в центральной части семянки. Гидроциты проходят 1—2 рядами над склеренхимными тяжами и заполняют пространство между ними. Отдельные клетки над тяжами могут иметь более утолщенные и лигнифицированные оболочки без заметных перфораций. В средней части семянки *P. purpurea* (см. рисунок, *5*) второстепенные тяжи сливаются вместе и иногда соединяются с главными тяжами. Гидроциты удлиненные, в 2—3 рядах, сильно лигнифицированные. У *P. alba* (см. рисунок, *6*) вся склеренхима в средней части семянки сливается в сплошное кольцо неравной толщины. Паренхима в 2—3 рядах, сильно лигнифицированная над главными тяжами. В основании семянки у этих трех видов тяжи склеренхимы обособлены.

Другой тип склерификации перикарпия показывают *P. abietina* и *P. tatarinovii*. У *P. abietina* (см. рисунок, *7*) клетки склеренхимы образуют в средней части семянки сплошное (реже с разрывами в 1 клетку) кольцо, неравно утолщенное на месте участвовавших в слиянии тяжей. Кольцо склеренхимы отделено от экзокарпия большим количеством (до 4 рядов) гидроцитов. В основании семянки оно разделяется гидроцитами на 5 трехдольных лопастей. В семянке *P. tatarinovii* (см. рисунок, *8*) непрерывное равноутолщенное кольцо склеренхимы прослеживается по всей длине семянки и окружено 1—2 рядами клеток слабо одревесневшей паренхимы.

С к у л ь п т у р а п о в е р х н о с т и с е м я н о к у исследованных видов рода *Prenanthes* характеризуется значительным разнообразием.

Наиболее важными признаками первичной скульптуры поверхности являются очертания клеток экзокарпия, а также кривизна и наличие выростов их наружной периклинальной стенки. Клетки экзокарпия вытянуты вдоль оси семянки, с параллельными антиклинальными стенками. У *P. petiolata* (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*), *P. purpurea* (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*), *P. abietina* (см. таблицу-вклейку, *5*, *6*) и *P. blinii* (см. таблицу-вклейку, *7*, *8*) клетки узкие и длинные, их длина превосходит ширину в 6—10 раз. У прочих видов клетки более короткие, их длина превосходит ширину в 3—5 (6) раз. Наружная периклинальная стенка клеток экзокарпия у большинства видов более или менее вогнутая (*P. tatarinovii* — см. таблицу-вклейку, *9*, *10*), за исключением *P. serpentaria* (см. таблицу-вклейку, *11*, *12*) и *P. acerifolia* (см. таблицу-вклейку, *13*, *14*); при этом антиклинальные стенки несколько выступают над поверхностью семянки. У *P. abietina* и *P. purpurea* наружная периклинальная стенка ровная, без выростов; у *P. blinii* очень маленькие выросты имеются только у клеток, расположенных в верхней части семянки. У прочих видов выросты средней длины (*P. alba* — см. таблицу-вклейку, *15*, *16*; *P. aspera* — см. таблицу-вклейку, *17*, *18*; *P. crepidinea* — см. таблицу-вклейку, *19*, *20*), кроме *P. petiolata* (см. таблицу-вклейку, 2), имеющего очень длинные и тонкие выросты. Для видов подрода *Nabalus*, семянка которых имеет ребристую поверхность, характерно уменьшение длины выростов в пределах ребра от его основания к верхней части.

Вторичная скульптура поверхности семянки образована рельефом кутикулярного покрова клеток. Для всех изученных видов характерна продольно складчатая кутикула. Поверхность кутикулы у всех видов, кроме *P. acerifolia*, покрыта различным образом выраженными бугорками. У *P. abietina*, *P. purpurea* и *P. blinii* бугорки сглажены, округлые или (*P. purpurea*) продолговатые; кутикула клеток прочих видов имеет папиллообразные (*P. crepidinea* — см. таблицу-вклейку, *21*) бугорки. Как правило, в пределах семянки кутикула клеток экзокарпия одинаково покрыта

бугорками. Исключением являются *P. crepidinea*, *P. alba* и *P. aspera*, у которых кутикула клеток верхушки семянки полностью лишена бугорков.

Обсуждение результатов

Род *Prenanthes* s. l. является однородным таксоном, хорошо обособленным от родственных групп. Несмотря на продолжающиеся переносы отдельных видов из *Prenanthes* в *Lactuca* s. l. и *Sonchus* s. l., а также дополнения к этому роду, упомянутые нами во введении, границы *Prenanthes* можно считать практически установленными.

В обсуждавшихся нами ранее подтрибах *Hieraciinae* Dum. (Сенников, Илларионова, 2001а) и *Sonchinae* K. Bremer (Сенников, Илларионова, 2001б) перикарпий семянок (хотя бы в основании) отчетливо разделен заметными бороздами на структурно-морфологические единицы — лопасти, являющиеся изначально метамерами радиальной симметрии и содержащие гомологичные и нередко существенно сходные структуры. В отличие от всех родов этих подтриб виды рода *Prenanthes* имеют семянки со сглаженной или слабо ребристой, но всегда не расчлененной бороздами на лопасти поверхностью. В таком случае метамеры строения перикарпия плохо выделимы из-за отсутствия четких границ между ними. *P. abietina* — единственный вид в нашем исследовании, ясно показывающий структурные группировки перикарпия, отчетливо прослеживаемые в основании семянки. Пять трехдольных лопастей склеренхимы в перикарпии этого вида гомологичны таковым у видов *Tolpis* (*Hieraciinae*), имеют схожие очертания и положение проводящего пучка, идущего от венчика. Очертания семянки также отражают форму этих лопастей. Отсутствие борозды, разграничивающей лопасти склеренхимы, позволяет им легко сливаться в центральной части семянки в неравномерно утолщенное кольцо.

Строение семянок видов *Prenanthes* показывает некоторые существенные общие черты. Семянки всегда конусовидно-цилиндрические, с усеченной верхушкой и сглаженным краем, со сглаженной или слабо ребристой поверхностью. В перикарпии отсутствуют борозды, имеется отделяющий склеренхиму от экзокарпия слой паренхимной ткани. Склеренхима у большинства видов состоит из многочисленных (более 15, а нередко свыше 20) тяжей, разделенных хотя бы в основании семянки паренхимной тканью. Слияние отдельных тяжей у некоторых видов и образование сплошного кольца склеренхимы в мезокарпии у *P. tatarinovii* и *P. abietina* мы рассматриваем как вторичный признак, не нарушающий единства рода.

По строению тяжей склеренхимы изученные виды трудно разделить на естественные группы. В некоторых случаях отличия могут указывать на обособленное положение вида (*P. acerifolia*), но большей частью наблюдаемые вариации могут рассматриваться как конвергентные, не совпадающие с принятым выделением подродов (или родов) *Prenanthes* s. str. и *Nabalus*.

Признаки строения паренхимной ткани более разнообразны. В нашем исследовании распределение видов с гидроцитами и без них совпадает с делением на подроды: гидроциты обнаружены только в подроде *Prenanthes* s. str. Тем не менее мы склонны не придавать данному различию большой значимости, поскольку в других родах трибы *Cichorieae* (*Sonchus*) наличие гидроцитов или паренхимы не имеет существенного таксономического значения. Разрушение паренхимных клеток, наблюдаемое у *Prenanthes acerifolia*, несомненно, является вторичным признаком и дополнительно свидетельствует об обособленности этого своеобразного вида.

Также некоторые статистические различия в строении паренхимной ткани могут быть найдены между подродами *Prenanthes* и *Nabalus*. Морфологические особенности (гладкие семянки у *Prenanthes* и ребристые — у *Nabalus*) согласуются с различиями в количестве паренхимных клеток в перикарпии (см. таблицу): паренхимная ткань, сглаживающая выступающие тяжи склеренхимы, сильнее развита у видов *Prenanthes*.

Единственный изученный вид рода *Faberia* сходен с *Nabalus* и *Notoseris* слабо ребристой семянкой, а с *Prenanthes* s. str. — наличием гидроцитов. Строение семянки подтверждает отнесение этого вида к родству *Prenanthes* (Babcock, 1947; Bremer, 1994).

Особого внимания заслуживает лигнификация некоторых клеток паренхимы, расположенных непосредственно над тяжами склеренхимы. Усиление лигнификации паренхимы над главными тяжами, очевидно, является следствием влияния проводящих пучков, проходящих под этими всегда более крупными тяжами. В случае второстепенных тяжей такая лигнификация указывает на наличие второстепенных проводящих пучков, следы которых иногда слабо заметны в зрелой семянке *Prenanthes*. Сплошную сильную лигнификацию паренхимы у *P. purpurea* мы считаем вторичным признаком.

Отдельные признаки анатомического строения и скульптуры поверхности семянок видов *Prenanthes* дают мало оснований для выделения внутриродовых таксонов. Используя комбинации признаков, мы можем указать на некоторые обособленные виды, заслуживающие выделения в особые секции: *P. purpurea*, *P. petiolata*, *P. abietina*, *P. tatarinovii*, *P. acerifolia*. В этих случаях признаки строения плодов согласуются с другими признаками морфологии растений (Сенников, 2000).

Распределение в пределах рода признаков скульптуры поверхности не согласуется с выделением подродов. Рассмотрим отдельные редкие признаки. Так, отсутствием выростов наружной периклинальной стенки характеризуются 2 вида из подрода *Prenanthes* и 1 вид из подрода *Nabalus*. Отсутствие бугорков кутикулы выявлено только у 1 вида *Nabalus*. Неравномерное распределение бугорков кутикулы в пределах семянки характерно для 3 видов из разных секций *Nabalus*.

В целом признаки строения семянок, наиболее важные для выделения таксонов высоких рангов в трибе *Cichorieae*, не поддерживают разделение рода *Prenanthes* на несколько мелких родов, а возможно, даже подродов. В группах *Prenanthes* s. str., *Nabalus* и *Notoseris* имеется большое количество аналогичных признаков и ни одного признака, надежно их разграничивающего, что свидетельствует о большой общности видов *Prenanthes* s. l. Род *Faberia* также должен быть объединен с *Prenanthes* s. l. в качестве особой секции, связывающей виды *Prenanthes* s. str. и *Nabalus*.

Наличие второстепенных проводящих пучков в перикарпии семянки противоречит принятому положению *Prenanthes* в группе родства *Lactuca* s. l., для которой свойственно их отсутствие, но хорошо согласуется со строением семянки многих представителей группы родства *Crepis* s. l. (Babcock, Stebbins, 1937; Stebbins, 1940). Современное положение *Prenanthes* было принято в монографии K. Bremer (1994) не только в силу традиционной классификации данного рода, но и благодаря исследованиям скульптуры поверхности язычковых цветков *Cichorieae* (Baagøe, 1980). В этой работе J. Baagøe заметила, что «the *Prenanthes*-series is characterized by smooth cuticles, while all transitions from longitudinally striate through central field type to nearly smooth are present in the *Crepis*-series» (l. c.: 213). Тем не менее в описаниях поверхности кутикулы для отдельных родов она указывает: «In *Prenanthes* proximally longitudinally striate, in *P. cacaliifolia* [*P. petiolata*] smooth» (l. c.: 209). Таким образом, характер поверхности язычков *Prenanthes* в описании не полностью соответствует указанному в выводах и может быть применен также и к *Crepis*-series. Кроме того, мы не можем полностью полагаться на признаки строения кутикулы язычковых цветков, так как «even above the generic level they may often be used merely as a guide mark» (l. c.: 213).

Согласно морфологическому и анатомическому строению семянок, строению обертки и габитусу растений, мы считаем, что род *Prenanthes* принадлежит к подтрибе *Crepidiinae*. Это представление поддерживается также исследованиями хлоропластной ДНК (Whitton et al., 1995) и ядерной рибосомной ДНК (Kim et al., 1996). В обеих этих работах *Prenanthes* сближается с родами подтрибы *Crepidiinae* (*Taraxacum*, *Dubyaea*, *Youngia*).

Благодарности

Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-49656 и 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Роды Косогорник — *Prenanthes* L., Набалус — *Nabalus* Cass. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб., 1992. С. 334, 335.

Сенников А. Н. О видах из родства *Prenanthes* L. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. 2000. Т. 32. С. 177—181.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) и близких родов // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 3. С. 37—59.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Sonchus* s. l. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 5. С. 65—79.

Baagøe J. SEM-studies in ligules of *Lactuceae* (*Compositae*) // Bot. Tidsskr. 1980. Vol. 75. P. 199—217.

Babcock E. B. The genus *Crepis*. Part two: systematic treatment // Univ. Calif. Publ. Bot. 1947. Vol. 22. P. X + 119—1030. Pl. 2—36.

Babcock E. B., Stebbins G. L., jr. The genus *Youngia* // Carnegie Inst. Washington Publ. 1937. N 484. P. I—IV + 1—106.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. Journ. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surface // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.

Beauverd G. Les espèces du genre *Faberia* // Bull. Soc. Bot. Génève. 1910. Sér. 2. Vol. 2. P. 49—51.

Boulos L. Cytotaxonomic studies in the genus *Sonchus*. 4. The generic status of some species earlier treated as *Sonchus* // Bot. Not. 1962. Vol. 115. P. 58—60.

Bremer K. Asteraceae — cladistics and classification. Portland (Oregon): Timber Press, 1994. VI + 752 p.

Cassini H. Nabale, *Nabalus* // Dictionnaire des Sciences Naturelles. Strasbourg, Paris, 1825. T. 34. P. 94—100.

Gleason H. A., Cronquist A. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd ed. New York, 1991. 910 p.

Jeffrey C. Notes on *Compositae*, 1: The *Cichorieae* in East Tropical Africa // Kew Bull. 1966. Vol. 18. P. 427—486.

Kim S.-C., Crawford D. J., Jansen R. K. Phylogenetic relationships among the genera of the subtribe *Sonchinae* (*Asteraceae*): Evidence from ITS sequences // Syst. Bot. 1996. Vol. 21. N 3. P. 417—432.

Pak Y.-H., Bremer K. Phylogeny and reclassification of the genus *Lapsana* (*Asteraceae*: *Lactuceae*) // Taxon. 1995. Vol. 44. N 1. P. 13—21.

Pak Y.-H., Kawano S. Biosystematic studies on the genus *Ixeris* (*Compositae*—*Lactuceae*). I. Fruit wall anatomy and its taxonomic implications // Acta Phytotax. Geobot. 1990a. Vol. 41. P. 43—60.

Pak Y.-H., Kawano S. Biosystematic studies on the genus *Ixeris* and its allied genera (*Compositae*—*Lactuceae*). III. Fruit wall anatomy and karyology of *Crepidiastrum* and *Paraixeris*, and their taxonomic implications // Acta Phytotax. Geobot. 1990b. Vol. 41. P. 109—128.

Perez de Paz J. Observaciones sobre la biologia y relaciones de *Sventenia bupleuroides* F. Q. // Botanica Macaronesica. 1976. Vol. 1. P. 51—65.

Rechinger K. H. Cicerbita // Flora Iranica. Graz, 1977. N 122. S. 182—185.

Sennikov A. N., Illarionova I. D. Reclassification of *Prenanthes pendula* (*Asteraceae*, *Lactuceae*) // Comp. Newsl. 1999. Vol. 34. P. 47—55.

Shih C. On circumscription of the genus *Prenanthes* L. and *Notoseris* Shih — a new genus of *Compositae* from China // Acta Phytotax. Sin. 1987. Vol. 35. N 3. P. 189—203, pl. 1—3 (на кит. яз.).

Shih C. New species of the Chinese *Compositae* // Acta Phytotax. Sin. 1995. Vol. 33. N 2. P. 181—197 (на кит. яз.).

Shih C. Compositae (10), *Cichorioideae*, *Lactuceae* // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. T. 80 (1). Beijing, 1997. 342 p. (на кит. яз.).

Stebbins G. L., Jr. Studies in the *Cichorieae*: *Dubyaea* and *Soroseris*, endemics of the Sino-Himalayan Region // Mem. Torrey Bot. Club. 1940. Vol. 19. N 3. P. 1—76.

Stebbins G. L. A new classification of the subtribe *Cichorieae*, family *Compositae* // Madroño. 1953. Vol. 12. P. 65—81.

Whitton J., Wallace R. S., Jansen R. K. Phylogenetic relationships and patterns of character change in the tribe *Lactuceae* (*Asteraceae*) based on chloroplast DNA restriction site variation // Canad. Journ. Bot. 1995. Vol. 73. P. 1058—1073.

SUMMARY

Achenes of 11 species of the genus *Prenanthes* L. (incl. *Nabalus* Cass.) and one species of *Faberia* Hemsl. were studied. Several characters of their morphology and anatomy as well as surface were examined and evaluated. The diversity of achene features does not correspond to the current acceptance of *Prenanthes* s. str., *Nabalus*, *Notoseris* and *Faberia* as distinct genera. We propose to unite all these taxa into a single genus *Prenanthes* characterized by columnar achenes with a glabrous or slightly ribbed surface without furrows. As a rule, *Prenanthes* achenes have 5 main vascular bundles and 15—25 sclerenchyma strands overlaid with parenchyma. Fusion of the sclerenchyma strands sometimes may mark the rank of section. Many species have extra sclerification over the sclerenchyma strands, indicating the presence of supernumerary vascular bundles. This character is unusual for the subtribe *Lactucinae* Dum., to which *Prenanthes* is currently attributed, but common for *Crepidiinae* Dum. We propose to transfer the genus *Prenanthes* to the subtribe *Crepidiinae*, as supported by the plant morphology and the data of molecular studies.

УДК 581.9 (235.222) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© **И. А. Артемов, Е. А. Королюк, Н. В. Полосьмак**

РАСТЕНИЯ В ПАЗЫРЫКСКИХ КУРГАНАХ (ЮЖНЫЙ АЛТАЙ, ПЛАТО УКОК)

I. A. ARTEMOV, E. A. KOROLJUK, N. V. POLOSMAK. PLANTS FROM THE PASYRYK BURIAL MOUNDS (SOUTH ALTAI, UKOK PLATEAU)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск
Поступила 08.02.2001

При анализе остатков растений, найденных в захоронениях пазырыкской культуры (Горный Алтай, плато Укок), датируемых V—II вв. до н. э., были обнаружены фрагменты осок, злаков, мари, рдеста, зизифоры, кориандра, которые имели признаки представителей флоры Укока: *Carex ensifolia*, *C. brunnescens*, *Chenopodium prostratum* subsp. *karoi*, *Potamogeton vaginatus*, *Ziziphora clinopodioides*. Обнаружение семян кориандра, не произрастающего на Алтае в диком виде, подтверждает существование культурных связей древних скотоводов Алтая с жителями Средней Азии.

Ключевые слова: древние захоронения, Укок, *Carex*, *Chenopodium*, *Potamogeton*, *Ziziphora*, *Coriandrum*.

Набор используемых человеком растений (пищевых, технических, лекарственных, декоративных) представляет собой очень важное историческое свидетельство, позволяющее оценить уровень развития культуры и степень освоения человеком среды обитания. Этот своего рода «растительный код» древней культуры определяется по изображениям на различных предметах, обугленным пищевым остаткам и, в исключительных случаях, по остаткам растений, обнаруженных в захоронениях. В неандертальском погребении Шанидар IV (около 60 тыс. лет назад) вместе с человеком были положены пучки лекарственных трав (Solecki, 1971). Гирлянды из лотоса, мака, василька, цветков граната украшали мумии Нового царства (17—12 тыс. лет назад) (Lack, 1993). В одном ряду с этими уникальными находками стоят образцы растений



Рис. 1. Положение плато Укок (Горный Алтай).

из «замерзших» могил, обнаруженных на плато Укок в Горном Алтае (рис. 1). Исключительность этих находок обусловлена тем, что, как правило, растительные объекты или предметы, изготовленные из материала растительного происхождения, в захоронениях не сохраняются. В крайне редких случаях их сохранению способствуют определенные условия, такие как жаркий сухой воздух Египта или многовековой лед в могильных курганах Укока.

Пазырыкская культура Горного Алтая (V—II вв. до н. э.) широко известна благодаря поразительной сохранности содержимого погребений (Руденко, 1953, 1960). Во льду, заполнявшем погребальные камеры, кроме мумий людей и множества предметов обихода, были обнаружены растительные остатки, по которым можно определить семейство и род растений. За время работ сотрудников Института археологии СО РАН в 1990—1996 гг. в укокских погребениях были найдены семена кориандра и мари, остатки осок, злаков, рдеста, зизифоры. Принято считать, что в погребения попадали, как правило, только те растения, которые были интегрированы в древнюю культуру, стали ее необходимой частью. Таким образом, с обнаружением указанных находок появилась реальная возможность узнать, какими растениями и в каких целях пользовались древние обитатели высокогорных равнин Горного Алтая.

При идентификации растительные остатки сравнивались с образцами сибирских растений из гербария Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (NS) и гербария им. М. Г. Попова (NSK).

В захоронении Ак-Алаха 3 (курган 1) на поврежденной шее мумии лежал пучок смятой травы с кусками шерсти и немногочисленными веточками кустарника, по-видимому, березы круглолистной. Основную массу пробы составляли плохо идентифицируемые фрагменты осок и злаков: элементы стеблей и листьев, осыпавшиеся метелки. Однако среди них были обнаружены соцветия осок с неплохо сохранившимися мешочками, имеющими морфологические особенности *Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz., *C. brunnescens* (Pers.) Poir. и *C. iljinii* V. Krecz. (см. таблицу-вклейку, *1—3*). Два первых вида отмечаются для флоры Укока (Дьяченко, 1995), однако не для Калгутино-Акалахинского ботанико-географического района, где было обнаружено захоронение, а для смежных Укокского и Джазаторского долинного ботанико-географических районов (рис. 2). Что касается *C. iljinii*, то этот вид для территории Укока не приводится (Малышев, 1990; Дьяченко, 1995), однако он указывается для Восточного Алтая (в гербарии ЦСБС СО РАН хранится образец из окр. Усть-Улагана), Центрального Алтая (Сергиевская, 1961) и Западной Тувы (Ломоносова, Красноборов и др., 1984). Обнаружение в захоронении остатков осок, которые в настоящее время не отмечаются в районе погребения, с одной стороны, может свидетельствовать об ином распространении данных видов на Укоке 2 тыс. лет назад, с другой стороны, возможно, указывает на то, что подготовка к погребению и собственно погребение у пазырыкцев были растянуты во времени и сопровождались транспортировкой тела к месту захоронения. Эти предположения можно рассматривать как ботанико-географическую и археологическую гипотезы.

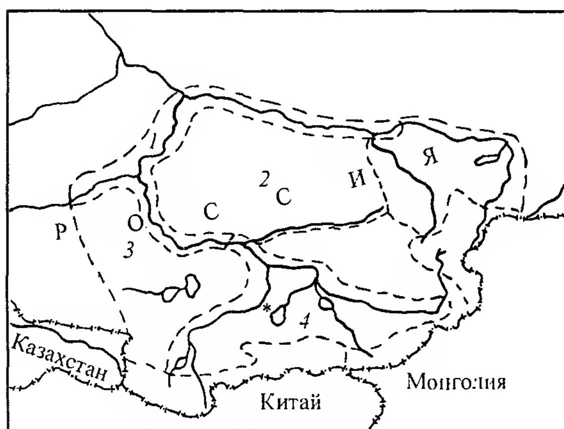


Рис. 2. Положение захоронений по отношению к ботанико-географическим районам плато Укок (по: Дьяченко, 1995).

1 — Джазаторский долинный, *2* — Карабулакский, *3* — Укокский, *4* — Калгутино-Акалахинский; «*» — место захоронений.

Кроме остатков осок и злаков в пробе было обнаружено довольно большое число семян, морфологически напоминающих семена *Chenopodium prostratum* Bunde subsp. *karoi* (J. Murr) Lomonosova (см. таблицу-вклейку, *4*). Трудно ответить на вопрос, случайно или же вследствие какого-либо ритуала семена мари Каро попали в могилу. Близкая к этому виду марь белая является лекарственным растением и используется в народной медицине как ранозаживляющее и противовоспалительное средство. Целебные свойства растения вполне могли быть известны древним жителям Укока, что дало бы повод использовать его в погребальном ритуале. Впрочем, принимая во внимание, что это растение может образовывать заросли (особенно по нарушенным местообитаниям) и продуцирует огромное количество семян, можно предположить, что семена оказались в могиле в результате естественного распространения.

Еще одна ботаническая находка в данном захоронении — прекрасно сохранившийся вегетативный побег *Potamogeton vaginatus* Turcz., который был вморожен в лед в нижнем слое погребального сруба (см. таблицу-вклейку, *5*). Как и в случае с осоками, *P. vaginatus* не отмечается для Калгутино-Акалахинского ботанико-географического района, но приводится для находящихся севернее ботанико-географических районов — Джазаторского долинного и Карабулакского (Дьяченко, 1995) (рис. 2). Можно спорить, случайно или вследствие какого-либо обряда побег рдеста попал в могильный сруб, но поразительная сохранность растения не оставляет сомнения в том, что во время захоронения *P. vaginatus* был сорван где-то поблизости, а не перевозился вместе с телом. Таким образом, ботанико-географическая гипотеза представляется более объективной.

Кроме перечисленных видов в укокских захоронениях были обнаружены остатки растений, роль которых в быту или в обрядовой деятельности древних скотоводов Алтая более очевидна. В погребении Верх-Кальджин II (курган 1) голова мумии покоилась на кожаной подушке, которая была набита зизифорой. Для флоры Укока приводится вид *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Дьяченко, 1995). Следует подчеркнуть, что это была не смесь разных растений, а именно зизифора: в пробе хорошо различимы фрагменты деревянистого корневища, стеблей, листьев характерной широколанцетной формы, остатки верхушечных головчатых соцветий, чашечки и плоды — продолговато-яйцевидные орешки (см. таблицу-вклейку, *6*, *7*). Зизифора — очень пахучее эфирно-масличное растение с сильным запахом ментола. Интересно, что подобный элемент погребального обряда — подушка, набитая ароматной травой (правда, не зизифорой, а тимьяном), — встречается и у других народов. В частности, подобный обычай существует у крестьян Европейской России и Алтая. На Укоке

произрастают и зизифора, и несколько видов тимьяна, однако пазырыкцы предпочли зизифору, очевидно, как более пахучее растение. Из различных фрагментов зизифоры лучше всего сохранились плоды, именно они послужили ключом для идентификации растения.

Однако, кроме обычных для флоры Укока видов, в могилах встречаются и необычные для Алтая растения. Так, в могильнике Ак-Алаха 3 (курган 1) на каменном блюде-алтаре лежали семена, которые были определены сотрудницей гербария ЦСБС СО РАН М. Н. Ломоносовой как семена кориандра. Семена хорошо выполнены, но за время пребывания в могильнике приобрели черный цвет и потеряли характерный запах, вернее, приобрели запах, характерный для всех предметов захоронения. Наличие в могиле семян кориандра указывает на культурные связи скотоводов Укока с жителями Средней Азии, где кориандр культивируют с древнейших времен.

Принято считать, что в древних захоронениях каждая деталь имеет свой глубинный, связанный с ритуалом и мифологией смысл. Найденные в пазырыкских курганах растительные остатки дают повод предполагать, что присутствие в них тех или иных растений в одних случаях имеет случайный, в других — бытовой, в третьих — сакральный смысл.

Благодарности

Авторы выражают благодарность проф. И. М. Красноборову, М. Н. Ломоносовой, Д. Н. Шауло за помощь при определении растений, найденных в захоронениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дьяченко С. А. Конспект флоры плато Укок // Флора и растительность Алтая // Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1995. С. 85—106.

Ломоносова М. Н., Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф. и др. Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. 335 с.

Малышев Л. И. *Carex* L. — Осока // Флора Сибири. *Cyperaceae.* Новосибирск, 1990. С. 35—170.

Руденко С. И. Культура населения Горного Алтая в скифское время. М.; Л., 1953. 402 с.

Руденко С. И. Культура населения Центрального Алтая в скифское время. М.; Л., 1960. 351 с.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12. Ч. 1. С. 3071—3255.

Lack H. W. Blutenkrunze für die Pharaonen // Antike Welt, Mainz, 1993. N 2. P. 150—151.

Solecki R. S. Schanidar. The first flower people. N. Y., 1971. 210 p.

SUMMARY

Examination of plant remains from burial mounds of the culture of ancient stock-breeders dated from the V—II centuries B. C. (The Altai Mountains, Ukok Plateau) has revealed fragments of sedges, grasses, goosefoot, pondweed, coriander and other species, exhibiting specific characters of representatives of the flora of Ukok: *Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *Chenopodium prostratum* subsp. *karoi* (J. Murr) Lomonosova, *Potamogeton vaginatus* Turcz., *Ziziphora clinopodioides* Lam. Finding of seeds of coriander, which does not grow wild in the Altai, confirms the existence of cultural contacts between the ancient Altai stock-breeders and peoples of the Central Asia.

УДК 582.542.1 (571.63) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© Б. И. Семкин, Н. Ф. Пшеничникова,
Л. М. Борзова

О МЕСТООБИТАНИЯХ *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*) НА ОСТРОВАХ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

B. I. SEMKIN, N. F. PSHENICHNIKOVA, L. M. BORZOVA. ON HABITATS OF *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*) ON ISLANDS OF THE PETER THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
Владивосток
Поступила 15.02.2000

Описано 5 местообитаний *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) на островах Русском и Путятина (залив Петра Великого, Японское море). Вид встречается преимущественно на сплавине озер совместно со сфагновыми мхами, *Eriocaulon decemflorum*, *E. chinorossicum*, *Drosera rotundifolia*, *Lobelia sessilifolia*, *Parnassia palustris*, *Triadenum japonicum*, *Lycopus maakianus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lycopus uniflorus*, *Sanguisorba parviflora*, *Lysimachia dahurica*. Популяции димерии встречаются на торфяно-глеевых болотных почвах и маломощных торфяниках.
Ключевые слова: *Dimeria neglecta*, местообитания, залив Петра Великого, Японское море.

Вид двуколосница незамеченная — *Dimeria neglecta* Tzvel., впервые обнаружен на о-ве Русском в 1922 г. Н. А. Десулави. Находится под угрозой исчезновения, занесен в «Красную книгу РСФСР» (Цвелев, 1988).

Повторно двуколосница незамеченная была найдена только в 1981 г. на сплавине оз. Бразениевого о-ва Путятина (Борзова и др., 1985).

В настоящее время двуколосница незамеченная известна из 7 местонахождений в Приморском крае (см. рисунок). 3 местонахождения — на о-ве Русском (бухты Парис и Новый Джигит, зарастающее озерцо близ мыса Ахлестышева), 2 — на о-ве Путятина (оз. Бразениевое и бухта Петух), 1 — в Хасанском р-не, на побережье бухты Алеут (Верхолат и др., 1993), 1 — в Лазовском р-не, в окр. кордона Петрова Лазовского заповедника (Таран, 1987). Во всех указанных пунктах двуколосница незамеченная произрастает на сплавинах озер лагунного происхождения, находящихся на разных стадиях зарастания (Семкин и др., 1995; Kim et al., 1996).

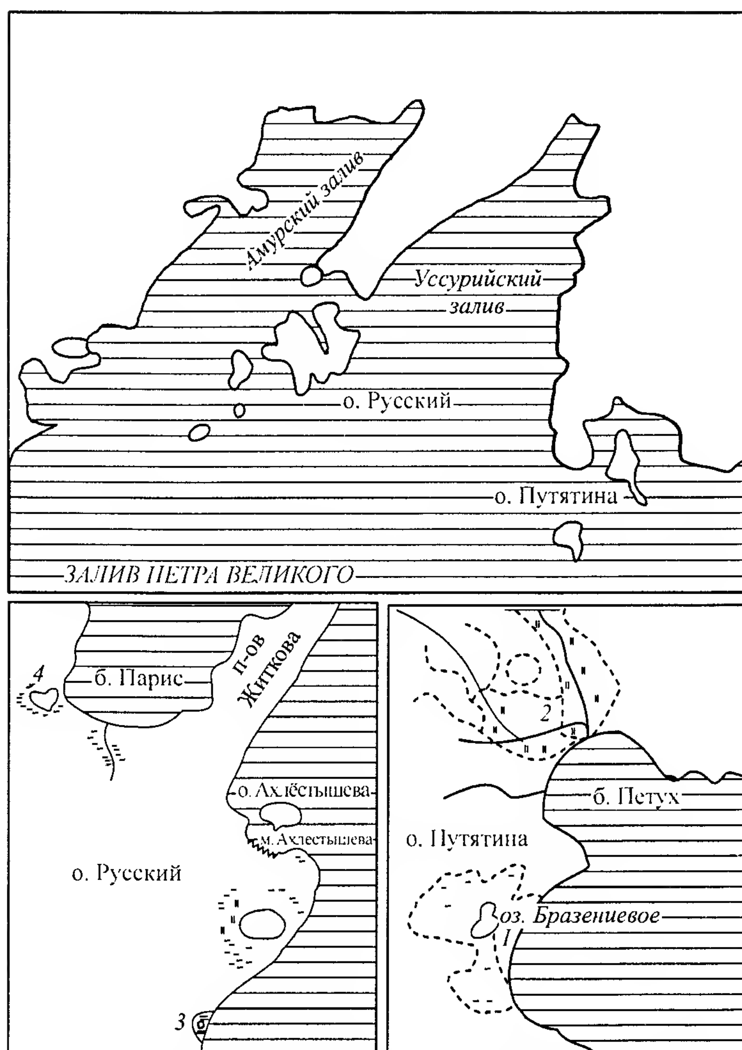
В настоящем сообщении предпринята попытка проанализировать варианты почвенно-экологических условий произрастания димерии в связи с редкой встречаемостью и специфическими требованиями к среде.

Предварительно было проанализировано состояние популяций димерии на островах Русский и Путятина, установлены численность вида, плотность, определено жизненное состояние (Семкин и др., 1995; Ким, Варченко, 1996; Kim et al., 1996; Семкин, Борзова, 1999).

Растение имеет узкую экологическую нишу, встречаясь лишь в нескольких местообитаниях на юге Приморья, произрастает на них массово и часто формирует фон растительного сообщества. Плотность произрастания крайне неравномерная, число особей на площади размером 0.04 м^2 составляло от 214 (оз. Бразениевое) до 286 экз. (о-в Русский, бухта Новый Джигит), на других участках плотность особей едва доходила до 35 экз.

Наиболее благоприятные условия для роста и развития наблюдаются в популяции на о-ве Путятина (бухта Петух, зарастающее озеро лагунного происхождения). Эти условия оказались наиболее приближенными к эколого-фитоценотическому оптимуму вида. Среди растений, обитающих на о-ве Путятина (оз. Бразениевое), преобладают развитые крупные, а на о-ве Русском в районе бухты Парис отмечено существенное снижение показателей жизненности и продуктивности семян.

Популяции димерии неоднородны по своему составу, это, по-видимому, связано с действием адаптационных механизмов на уровне популяций при сукцессионных сменах растительности при зарастании озер.



Местообитания *Dimeria neglecta* на островах Русский и Путятина (*1—4*).

Некоторые авторы считают димерию незамеченную заносным растением (Воробьев, 1982; Ворошилов, 1982).

До наших исследований считалось, что димерия произрастает на окраинах болотистого луга (Воробьев и др., 1966; Ким, Варченко, 1966), на влажных и болотистых лугах (Таран, 1987). Эколого-ценотические условия местопроизрастания димерии на побережье бухты Алеут: избыточно увлажненные участки, расположенные вблизи моря (Верхолат и др., 1993). Растительный покров заболоченной долины, где была собрана димерия, эти авторы характеризуют как лугово-болотный комплекс, представляющий собой эколого-ценотический ряд — от разнотравно-вейниковых и вейниковых лугов до пушицево-осоковых и вахтовых болот. Почвы — от лугово- и перегнойно-глеевых до торфяно-глеевых и маломощных торфяников.

На обследованных нами местообитаниях димерия встречается преимущественно на сплавинах.

Рассмотрим почвенные условия мест произрастания двуколосницы незамеченной.

Участок 1. О-в Путятина, оз. Бразениевое.

Димерия произрастает в сообществе с видами *Eriocaulon decemflorum*, *E. chinorossicum*, *Parnassia palustris*, *Drosera rotundifolia*, *Lobelia sessilifolia*, *Triadenum japonicum*, *Lycopus maackianus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lycopus uniflorus*, *Sanguisorba parviflora*, *Lysimachia dahurica*.

Разрез 1. Заложен на окраине озера в 2—3 м от уреза воды. Поверхность периодически подвергается затоплению под воздействием пойменных паводков.

I 0—2 см. Мокрый, неоднородный по цвету, белесовато-серо-голубоватый с ржавыми пятнами и прослойками, слегка уплотнен, включения растительных остатков (травянистых, деревянистых) с выраженной слоистостью залегания, характерной для пойменного процесса, переход резкий, неровный.

T1 2—5 см. Светло-коричневый, неразложившийся и слаборазложившийся торф, мокрый, неравномерный по мощности, с примесью ила, рыхлый, переход неровный, с карманами.

II 5—9 см. Светло-серый с сизым оттенком, мокрый, бесструктурный, тонкослоистый, уплотнен, с включениями растительных остатков, ясно различимых глазом, тяжелосуглинистый, переход ясный, неровный.

T2 9—14 см. Мокрый, светло-коричневый, слаборазложившийся торф, сильно заиленный (линзы из ила), включения из остатков панцирей пресноводных мелких моллюсков (размером до 7 мм), переход резкий, неровный.

Тп 14—20 см. Мокрый, темно-серый до черного, слегка уплотнен, торф среднеразложившийся, сильно заиленный с включениями слаборазложившихся растительных остатков и частиц древесного угля.

С 20 см и ниже. Иловатые слоистые озерные отложения.

Почва: пойменная болотная.

По всему периметру озера в таких местообитаниях концентрируется наибольшее число участков с димерией с высоким уровнем жизненности.

Участок 2. О-в Путятина, бухта Петух.

Озеро практически все заросло. На нем спорадически в 2—3 местах обнаружены обширные участки с димерией. Здесь же наблюдается выход димерии на периодически затопляемую пойму, где она поселяется на галечнике. Здесь, в практически монодоминантном сообществе с димерией (при проективном покрытии 20—30 %) встречен нами *Plantago depressa*.

Участок 3. О-в Русский, зарастающее озерцо в 3 км от главного причала в бухте Парис, вблизи мыса Ахлестышева.

Разрез 3. Заложен в 1.5 м от вала, разделяющего зарастающее озеро от моря. Поверхность закочкарена (кочки мелкие, до 5 см высоты). В межкочкарных понижениях вода. Подушка из очеса мха продавливается под ступней, в следе появляется вода.

А0 0—5 см. Войлок из прошлогодних слабо- и среднеразложившихся остатков тростника и мха, рыхлолежащий в верхней части и уплотненный в нижней, переход ясный.

T1 5—35 см. Торф среднеразложившийся, пронизан корнями тростника, со стенок сочится вода, переход постепенный.

T2 35—54 см. Хорошо- и среднеразложившийся торф мажет руки, редко пронизан корнями тростника, в нижней части с примесью ила и глея, со стенок сочится вода и быстро заполняет разрез, переход ясный.

С 54 см и ниже. Аллювиальные озерные отложения с примесью обломков скальных пород, поступивших с делювием от подножья склонов.

Почва: торфяно-глеевая болотная.

Жизненное состояние димерии в этой популяции довольно сниженное.

Участок 4. О-в Русский, бухта Парис, 1—1.5 км от главного причала. Заложен на зарастающем озере в 15 м от берега и в 2 м от водной глади, на сплавине, представленной торфяной подушкой. Подушка рыхлая, след ступни мгновенно заполняется водой.

А0 0—5 см. Живой сфагновый мох зеленого цвета, густо переплетен, переход ясный.

T1 5—20 см. Светло-коричневый, неразложившийся торф, состоящий из очеса сфагнового мха, неравномерный по мощности, насыщен неокрашенной водой, переход неровный, ясный.

T2 20—52 см. Темно-коричневый слаборазложившийся торф, растительные остатки хорошо различимы, насыщен водой, которая свободно отжимается и имеет светловато-коричневые тона.

52 см и ниже — столб воды.

Жизненное состояние димерии здесь угнетенное, количество особей незначительное, плотность популяции низкая. Растения димерии представлены мелкими особями.

Участок 5. О-в Русский, бухта Новый Джигит. Территория находится под влиянием моря, расположена в озерной пойме (между 2 озерами), редко наблюдается пойменный процесс. Произрастает димерия незамечаемая совместно с разнотравьем.

Разрез 5.
А0 0—0.5 см. Очес из злаков, фрагментарный.
А 0.5—(2—4) см. Темно-серый, влажный, тяжелосуглинистый, оторфованный, переход резкий.
С — песчано-галечниковые аллювиальные отложения красноватого цвета.

Почва: остаточно-пойменная.

Здесь отмечены очень небольшие куртины с довольно равномерным покрытием (20—30 %), без особых сгущений, жизненное состояние невысокое.

В сухие периоды сплавина сидит на грунте, при затоплении и подъеме наводковых вод сплавина всплывает и отрывается от грунта, и между грунтом и сплавиной появляется слой воды.

Сплавины с поселением димерии чаще всего встречаются на малых озерах лагунного происхождения, обязательно проточных, с чистой прозрачной водой: там, где нет застоя грунтовых вод, исключающего сероводородное или какое-либо другое брожение и гнилостные процессы.

Таким образом, необходимым условием для заселения и разрастания поселений димерии является обводненность территории и прохождение периодических пойменных наводков. Именно на заболоченных поймах оптимум для процветания и хорошего развития димерии.

Условия для распространения димерии и закрепления ее на торфяниках или на торфяных сплавинах хуже, поэтому она тяготеет к окраинам зарастающих озер, к заболоченным поймам. Преимущественно это сплавинные участки зарастающих озер и их заболоченные и пойменные окраины (оптимум почвенных условий).

Все территории с поселением димерии, как правило, обращены к морю. Обычно это морские лагуны, переходящие в пресные озера, находящиеся на разных стадиях зарастания.

Часто для обитания этого вида необходимо наличие зеленых и особенно сфагновых мхов и шерстестебельников, среди которых развиваются ювенильные всходы в свою критическую фазу, цепляясь за мхи нежными «опорными» корнями и главным коленом тончайшего стебля. В этот период среди сфагновых мхов димерию заметить очень трудно.

Цикл развития злака очень короткий и проходит примерно с середины июня—начала июля до середины сентября. Растение из слабого небольшого всхода (высотой 3—5 см) с несколькими супротивными листочками вырастает в довольно сильное и крупное растение (до 30—40 см высотой) с хорошо заметными 2 колосками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзова Л. М., Клычкова Т. В., Пробатова Н. С., Семкин Б. И., Харкевич С. С. Повторное открытие редчайшего вида *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1261—1265.

Верхолат В. П., Крестов П. В., Осипов С. В. Новое местонахождение *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 90—91.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 491 с.

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л., 1982. 253 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ким Г. Ю., Варченко Л. И. Состояние популяций двухколосницы незамечаемой (*Dimeria neglecta* Tzvel. / *Poaceae*) в островных микрорезерватах // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1966. С. 115—121.

Семкин Б. И., Ким Г. Ю., Борзова Л. М., Варченко Л. И. Оценка жизненного состояния популяции *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) на островах Русском и Путятина (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 84—94.

Семкин Б. И., Борзова Л. М. О микрорезерватах с двуколосницей незамечаемой (*Dimeria neglecta* Tzvel.) на островах и побережьях Японского моря (Приморский край) // Матер. IV Дальневосточной конф. по заповедному делу. Владивосток, 1999. 139 с.

Таран А. А. Новые виды сосудистых растений для флоры Лазовского государственного заповедника (Приморский край) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1673—1678.

Цвелев Н. Н. Вид, находящийся под угрозой исчезновения, — *Dimeria neglecta* // Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 352—353.

Kim G., Semkin B. I., Varchenko L. I. Protection of Biodiversity in plant cover of coastal ecosystems: population level // Abstr. Intern. conf. Sustainablity of Coastal Ecosystems in the Russian Far East. (September 16—20, 1996), Vladivostok, Russia. Vladivostok, 1996. S. 34—35.

SUMMARY

Five habitats of *Dimeria neglecta* Tzvel. on Russky and Putyatina Islands are described.

Dimeria neglecta occurs at certain stages of lake successions, mainly on peat banks. Occurring in plant communities with *Dimeria neglecta* are *Sphagnum* spp., *Eriocaulon decemflorum*, *E. chinorossicum*, *Drosera rotundifolia*, *Lobelia sessilifolia*, *Parnassia palustris*, *Triadenum japonicum*, *Lycopus maackianus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lycopus uniflorus*, *Sanguisorba parviflora*, *Lysimachia dahurica*.

Similar conditions occur on peat gley bog soils and thin peat soils.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736 (479)

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *ONOBRYCHIS* (*FABACEAE*)

G. L. MENITSKY. SYNOPSIS OF CAUCASIAN SPECIES OF *ONOBRYCHIS* (*FABACEAE*)

Работа содержит обзор кавказских эспарцетов (*Onobrychis*, *Fabaceae*), проведенный на основании изучения гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), включая сборы последних лет, и основных литературных источников.

Ключевые слова: *Onobrychis*, систематика, флора Кавказа.

Предлагаемая работа содержит итоговый критический обзор кавказских эспарцетов для Конспекта флоры Кавказа (Меницкий, 1991), проведенный на основании изучения гербарных материалов Ботанического ин-та РАН (LE), включая сборы последних лет, и основных литературных источников (Boissier, 1872; Handel-Mazzetti, 1909, 1910; Sirjaev, 1925, 1926, 1931; Гроссгейм, 1926, 1929, 1945, 1946, 1948, 1952; Васильченко, 1930; Тамамшян, 1954, 1962; Хинтибидзе, 1956, 1958, 1960, 1981; Марджанишвили, Кобахидзе, 1965; Hedge, 1970; Власов, 1972; Галушко, 1980; Rechinger, 1984; Колаковский, 1985; Васильева, 1987; Magulaev, 1994; Магулаев, 1995; Yakovlev et al., 1996).

Во «Флоре СССР» А. А. Гроссгейм (1948) не без основания отмечает: «Систематика наших эспарцетов не может считаться окончательно установленной. Большинство видов несет черты недавнего происхождения с неустановившимися признаками... Признаки, положенные в основу различения видов, неравноценны, а главное недостаточно выявлены с точки зрения их систематического достоинства и не проверены. При дальнейшей работе над систематикой эспарцетов необходимо прежде всего изучение их в живом виде в природной обстановке, так как при сушке признаки, связанные с цветом различных частей, теряются, а между тем оттенки цвета венчика, листьев и опушения очень ценны в систематическом отношении...». С этой оценкой состояния таксономии рода невозможно не согласиться, хотя сам Гроссгейм является автором большинства видов с «неустоявшимися» и «не проверенными» признаками.

Наибольшие трудности для систематики кавказских эспарцетов представляют таксоны типовой секции типового подрода *Onobrychis*, в которой для Кавказа усилиями, главным образом Гроссгейма и Л. С. Хинтибидзе, было описано около 12 трудноразличимых видов. В типовой подсекции *Onobrychis* (=*Vulgatae* Hand.-Mazz.) как в группе *Macrocarpae* (Hand.-Mazz.) Grossh., так и в группе *Microcarpae* (Hand.-Mazz.) Grossh. имеются виды-агрегаты, члены которых рассматриваются Гроссгеймом, вслед за ним Хинтибидзе, как географические расы, иногда даже объединенные в ряды. Вот к этим видам и относятся вышеупомянутые самокритические замечания Гроссгейма.

С нашей точки зрения, многие из этих таксонов представляют собой слабо морфологически очерченные экотипы с очень неустойчивыми признаками, которые часто невозможно определить в гербарии не только благодаря потере окраски при высушивании, но и отсутствию у значительного числа гербарных образцов не только плодов, но и развитых цветков, т. е. органов, которые являются критическими для определения видов и надвидовых таксонов.

Большинство систематиков и флористов, не имея при определении этих эспарцетов значительного и полноценного материала, молчаливо соглашаются с их видовым статусом, и лишь немногие относят их к категории «сборных видов» (Хинтибидзе, 1958) или к агрегатным комплексам (Магулаев, 1995).

В отношении понимания видов у *Onobrychis* совершенно определенно высказался Handel-Mazzetti (1909): «Geographische Rassen sehe ich dann als Arten an, wenn Übergange nur im Grenzgebiete vorkommen», т. е. он считает расы за виды, если переходные формы встречаются только на границах ареалов, при этом предполагается определенность признаков в пределах более или менее протяженного ареала. Мы разделяем эту точку зрения и считаем, что если такой определенности у выделенных таксонов нет или она сомнительна, то данные таксоны рассматриваются нами как члены агрегата, которые, по правильному определению А. А. Гроссгейма (1948), подлежат дальнейшему «изучению в живом виде в природной обстановке» и «критической переоценке систематического значения различных признаков», т. е. биосистематическому анализу, требующему больших материальных затрат, которые окупаются только при экономической важности группы. При этом до выявления реальной ситуации нет смысла изменять таксономический ранг членов агрегата.

Вслед исследователям, изучавшим кавказские эспарцеты (Гроссгейм, 1948, 1952; Хинтибидзе, 1960, 1981; и др.), мы использовали в конспекте систему рода де Кандоля (De Candolle, 1826), детализированную Handel-Mazzetti (1909, 1910).

В отношении включения в список кавказских видов ряда анатолийских таксонов (в том числе и тех, нахождение которых Гроссгейм считал возможным) мы согласны с Л. С. Хинтибидзе (1956, 1960), которая отрицает распространение в этом регионе *O. armena* Boiss. et Huet, *O. major* Boiss. et Kotschy, *O. cadmea* Boiss., *O. oxyodonta* Boiss. Sirjaev (1925) также не приводит для Кавказа *O. cadmea*, *O. armena*, *O. major*; *O. oxyodonta* указан им только для 1 точки этого района как сомнительный образец. Вслед за Handel-Mazzetii (1910) этот автор считает каппадокийский *O. oxyodonta* видом полифилетического происхождения, представляющим собой собрание обедненных форм *O. armena*, *O. lasiostachya* и *O. cana*. Однако в последнем издании Флоры Грузии Хинтибидзе (1981) все же приводит его для Боржоми. Власов (1972) не только нашел *O. oxyodonta* (вместе с другим турецким видом *O. pallida* Boiss. et Huet) в Армении, но и описал новый ряд *Oxyodontes* Vlassov, основанный уже на признаках плодов: «crista et discum leguminis valde denticulatis». Изученные нами гербарные материалы не дают возможности подтвердить существование этого таксона на Кавказе.

Описанный по 1 экземпляру, *O. nemecii* Sirj. больше никем не был собран на Кавказе; Хинтибидзе (1960) идентифицирует его с *O. transcaucasica* Grossh., но по диагнозу он больше похож на *O. altissima* Grossh. (невооруженные плоды и значительная высота растения). *O. caucasica* Sirj. мы идентифицируем, вслед за Гроссгеймом (1929), с *O. iberica* Grossh., а не с *O. inermis*, как это предполагает Хинтибидзе (1960), ввиду наличия бобов с вооруженным гребнем.

Виды подсекции *Vulgatae* Hand.-Mazz. Хинтибидзе (1960, 1981) подразделила на 3 ряда: *Biebersteinianae* Chinth. (=ser. *Macrocarpae* Hand.-Mazz., grex *Macrocarpae* (Hand.-Mazz.) Grossh.), *Transcaucasicae* Chinth. (=ser. *Microcarpae* Hand.-Mazz. p. p.) и *Inermis* Chinth. (вкл. ser. *Microcarpae* Hand.-Mazz., p. p., grex *Microcarpae* (Hand.-Mazz.) Grossh. и ser. *Comosae* Grossh.), виды которого характеризуются невооруженными бобами. В отношении естественности последнего ряда, ввиду сильной изменчивости этого признака боба, Власов (1972) высказывает сомнения; мы присоединяемся к его мнению, тем более что в него включен не родственный прочим кавказским видам преимущественно евросибирский вид *O. arenaria* (Kit.) DC.

Таксономическая ситуация в подроде *Hymenobrychis* (DC.) Peterm. несколько менее сложна. Из секции *Heliobrychis* Bunge ex Boiss. на Кавказе распространены 5 достаточно хорошо дифференцированных видов. Но в типовой секции, анализу которой Гроссгейм посвятил специальную работу (1948), мы вновь сталкиваемся с

видами с «недостаточно выявленными, с точки зрения их систематического достоинства, и не проверенными» признаками.

Гроссгейм разделяет эту секцию на 3 естественных ряда — *Vaginales* Grossh., *Radiatae* Grossh. и *Michauxianae* Grossh. на основании формы листочков сложного листа, окраски венчика и степени опушенности плода. Ситуацию в пределах первых двух рядов на Северном Кавказе выяснял в природной обстановке А. Ю. Магулаев (1995), он пытался уточнить морфологические границы входящих в них видов и их ареалы.

Им установлено, что некоторые северокавказские виды, относящиеся к разным рядам, могут быть сходны по таким таксономически важным признакам, как окраска венчика и опушение боба (*O. bobrovii* Grossh. и *O. majorovii* Grossh.). Он обнаружил, что в замкнутых аридных котловинах Центрального Кавказа вместе встречаются почти все северокавказские виды обоих рядов — *O. vassilczenkoi* Grossh., *O. majorovii*, *O. bobrovii* и *O. radiata*, причем ареал последнего, по Гроссгейму, приурочен только к Закавказью. В потомстве растений *O. majorovii* из окр. Грозного, выращенных в Ставрополе, обнаружены особи как с желтыми (как у *O. vassilczenkoi* Grossh.), так и розовыми венчиками (как у *O. majorovii*), что свидетельствует о том, что в районе наложения ареалов между видами, возможно, происходит гибридизация.

Заходящий характер основных таксономических признаков, изученных им северокавказских видов рядов *Radiatae* и *Vaginales*, заставил его рассматривать их как один комплексный вид-агрегат, ядром которого является наиболее древний вид *O. radiata*; производными от него являются крайние по морфологическим признакам форм *O. bobrovii* и *O. vassilczenkoi*, а *O. majorovii* занимает промежуточное положение. С нашей точки зрения, однако, более естественно рассматривать в качестве агрегатов каждый из описанных Гроссгеймом рядов.

Приводим литературные данные по хромосомным числам кавказских эспарцетов.

Sect. *Onobrychis.*

Subsect. 1. *Macropterae.*

2n = 14: *O. petraea*, *O. ruprechtii*, *O. angustifolia*, *O. sosnowskyi* (Марджанишвили, Кобахидзе, 1965).

Subsect. 2. *Onobrychis.*

2n = 14: *O. kluchorica*, *O. miniata*, *O. arenaria*, *O. altissima*, *O. cyri* (Марджанишвили, Кобахидзе, 1965; Власов, 1972; Васильева, 1987).

2n = 28: *O. biebersteinii*, *O. hamata*, *O. kemulariae*, *O. arenaria*, *O. transcaucasica*, *O. altissima*, *O. inermis*, *O. iberica* (Марджанишвили, Кобахидзе, 1965; Власов, 1972).

Из списка видно, что некоторые виды могут быть диплоидами и тетраплоидами.

Sect. *Hymenobrychis* DC.

2n = 14: *O. radiata* (Desf.) Bieb., *O. vassilczenkoi* Grossh., *O. majorovii* Grossh., *O. bobrovii* Grossh.

2n = 28: *O. kachetica* Boiss. (Магулаев, 1995).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Венчик голый . . . . 2.
— Венчик опушенный . . . . 24.
2. Однолетник; крылья равны лодочке; гребень боба зубчатый . . . . 2. *O. caput-galli* (L.) Lam.
— Кустарники и многолетники . . . . 3.
3. Колючий кустарник (черешки листьев превращены в колючки); крылья лишь слегка короче лодочки; гребень боба невооруженный . . . . 1. *O. cornuta* (L.) Desv.
— Неколючие многолетники . . . . 4.
4. Крылья значительно длиннее чашечки . . . . 5.
— Крылья короче чашечки . . . . 8.

5. Растения бесстебельные, 15—25 см выс. . . . . 3. *O. oxytropoides* Bunge ex Boiss.
— Растения с развитыми стеблями . . . . 6.
6. Кисти равны кистеножкам; венчики розово-фиолетовые, 9—11 мм дл.; листочки от линейных до ланцетных, снизу густо прижато-пушистые; растения серо-зеленые . . . 6. *O. sosnowskyi* Grossh.
— Кисти короче кистеножек; венчик белый с розовыми пятнами или одноцветный, светло-розовый; растения зеленые . . . . 7.
7. Верхние листья (а иногда и нижние) узколинейные, до нитевидных . . . . . 5. *O. angustifolia* Chinth.
— Верхние листья от ланцетных до эллиптических; нижние листья эллиптические . . . . 4. *O. petraea* (Willd.) Fisch.
8. Венчики (11)12—17 мм дл.; растения субальпийского и альпийского поясов (7. *O. montana* DC. aggr.) . . . . 9.
— Венчики 7—10(11) мм дл.; растения среднего и нижнего поясов гор и равнин . . . . 14.
9. Флаг короче лодочки; кисти яйцевидные; чашелистики равны или слегка превышают трубку чашечки . . . . 10.
— Флаг равен лодочке; кисть продолговатая; чашелистики в 2—3 раза превышают трубку чашечки 13.
10. Листочки от продолговато-эллиптических до округлых; голые или прижато опушенные растения . . . . 11.
— Листочки продолговато-линейные; шелковисто- или войлочно опушенные растения . . . . 12.
11. Коротко прижато беловато опушенные растения; бобы 7—8 мм дл., по гребню с зубцами до 5 мм дл. . . . . 7f. *O. kemulariae* Chinth.
— Рассеянно опушенные или почти голые растения; бобы 5—7 мм дл. с короткими зубчиками по гребню . . . . 7a. *O. biebersteinii* Sirj.
12. Серебристо шелковисто опушенные растения; стебли слабые, приподнимающиеся; венчики розовые или темно-пурпуровые, до 13 мм дл. . . . . 7d. *O. kluchorica* Chinth.
— Оттопыренно-волосистые растения; стебли прямостоячие, под соцветием войлочно опушенные; венчики пурпуровые . . . . 7b. *O. daghestanica* Grossh.
13. Почти голые растения; бобы по гребню с удлиненным зубцом . . . . 7c. *O. hamata* Vass.
— Мохнато опушенные растения; бобы по гребню без удлиненного зубца; венчик пурпуровый . . . . 7e. *O. grossheimii* Kolak.
14. Кисти до распускания узкие, компактные, гладкие («мышехвостные»), так как зубцы чашечек неоттопыренные; чашечки при бутонах покрыты тонким белым прижатым опушением; плоды шиповатые по гребню и плоскости; листочки от узкоэллиптических до узколанцетных . . . . 8. *O. arenaria* (Kit.) DC.
— Кисти до распускания бутонов рыхлые, яйцевидные, «хохлатые», с оттопыренными зубцами чашечек; чашечки при бутонах не бывают полностью покрыты белым прижатым опушением . . . . 15.
15. Зубцы чашечек шиловидные, в 3—4 раза длиннее трубки, сверху почти голые, по бокам с длинными ресничками; бобы по гребню шиповатые . . . . 16.
— Зубцы чашечек узколанцетные, в 1.5—2.5 раза длиннее трубки; бобы шиповатые или невооруженные . . . . 18.
16. Верхние листочки узколинейные, до 3 см дл.; на нижних листьях 10—12 пар листочков; венчики 8—10 мм дл.; шипы на гребне до 2 мм дл. (зоохория); пески . . . . . 10. *O. novopokrovskii* Vass.
— Листочки до 2 см дл.; шипы на гребне короче . . . . 17.
17. Листочки верхних листьев линейные, в числе 8—10 пар, у нижних — до 12 пар, тесно сближенные; венчики 7—10 мм дл.; оттопыренно опушенные растения . . . . 9. *O. miniata* Stev.
— Листочки средних и верхних листьев ланцетные узкоэллиптические, расставленные, в меньшем числе; венчики 9—11 мм дл.; прижато опушенные растения . . . . 11d. *O. cyri* Grossh.
18. Флаг обычно слегка короче лодочки (хотя бы у некоторых цветков соцветия); боб по гребню невооруженный; цветки 7—9 мм дл.; Северный Кавказ . . . . 11c. *O. inermis* Stev.
— Флаг равен или длиннее лодочки; бобы с зубцами по гребню . . . . 19.
19. Чашечки густо опушенные; зубцы их сверху опушенные, хотя бы у основания; растения 50—90 см выс. . . . . 20.
— Чашечки почти голые или с рассеянным опушением; зубцы их сверху почти голые, но с длинными ресничками по краям; растения 30—50 см выс. . . . . 21.
20. Бобы по гребню с шипами . . . . 11a. *O. transcaucasica* Grossh.
— Бобы по гребню без шипов или с очень короткими (до 0.5 мм дл.) шипиками . . . . 11b. *O. altissima* Grossh.
21. Стебель оттопыренно опушенный; листочки верхних и нижних листьев широкоэллиптические . . . . 11e. *O. bungei* Boiss.
— Стебель почти голый или с прижатым опушением; листочки верхних листьев от линейных до ланцетных, реже — узкоэллиптические . . . . 22.
22. Листочки всех листьев узколинейные; растения серо-зеленые . . . . 12. *O. hajastana* Grossh.
— Листочки верхних листьев от линейных до узкоэллиптических; растения зеленые . . . . 23.
23. Флаг одноцветный; листочки верхних листьев ланцетные или узколанцетные; в степях . . . . 11d. *O. cyri* Grossh.
— Флаг розовый или пурпуровый, при основании с 2 большими желтыми пятнами; листочки верхних листьев узкоэллиптические; в кустарниковых зарослях в среднем поясе . . 11f. *O. iberica* Grossh.
24. Боб без гребня, по краю и поверхности с длинными перистыми щетинками . . . . 25.
— Боб по краю с широким гребнем . . . . 29.

25. Однолетник; венчик желтый, с пурпуровыми жилками, 6—10 мм дл.; конечная доля средних листьев значительно больше боковых; нижние листья простые . . . . 19. *O. subacaulis* Boiss.
— Многолетники; венчики более 10 мм дл.; конечные доли листьев мало отличаются от боковых . . 26.
26. Венчики одноцветные, желтые, 14—17 мм дл.; зубцы чашечки в 3 раза длиннее трубки; крылья на концах опушенные; листья с 1—4 парами прижато опушенных эллиптических, на концах заостренных, листочков . . . . 20. *O. atropatana* Boiss.
— Венчики желтые, обычно с яркими красными жилками, реже — одноцветные (тогда листья серебристо опушенные); зубцы чашечки в 1.7—2 раза длиннее трубки . . . . 27.
27. Листья округлые с серебристо-блестящим опушением, на нижних листьях — 2—3-парные, на верхних — 3—4-парные; венчик желтый с красными жилками или одноцветный, 15—25 мм дл.; лодочка по краям опушенная . . . . 23. *O. argyrea* Boiss.
— Листочки эллиптические, на концах заостренные, рассеянно опушенные, без серебристого блеска; венчики всегда с красными жилками; лодочка голая . . . . 28.
28. Крылья на концах голые; ячейки поверхности боба внутри голые, со щетинками только по краям ячей . . . . 21. *O. heterophylla* C. A. Mey.
— Крылья на концах опушенные; ячейки боба внутри густо опушенные белыми звездчатыми волосками . . . . 22. *O. buhseana* Bunge ex Boiss.
29. Листочки верхних листьев яйцевидно-продолговатые, 2—3(4) см дл., снизу густо коротко отстояще опушенные; венчик желтый с красными жилками; гребень боба без шипов . . . . 13. *O. tournefortii* (Will.) DC.
— Листочки верхних листьев не бывают снизу густо оттопыренно опушенными . . . . 30.
30. Листочки верхних листьев округлые или широкояйцевидные, тупые (14. *O. radiata* (Desf.) Bieb. aggr.) . . . . 31.
— Листочки верхних листьев от узкоэллиптических до ланцетных, к вершине суженные и заостренные . . . . 33.
31. Плод мягко и тонко опушенный, неблестящий . . . . 14a. *O. radiata* (Desf.) Bieb.
— Плод с боков голый, блестящий . . . . 32.
32. Плод темный; венчик желтый . . . . 14c. *O. meschetica* Grossh.
— Плод светло-желтый; венчик розовый . . . . 14b. *O. bobrovii* Grossh.
33. Венчики со слабо выделяющимися более темными жилками; бобы короткошерстистые; стебли обычно у основания оттопыренно-мохнатые; корни коричневатые (15. *O. vaginalis* C. A. Mey. aggr.) . . 34.
— Венчики желтые с яркими пурпуровыми жилками; бобы густо мохнато опушенные; корни ярко-оранжевые . . . . 37.
34. Венчики желтые . . . . 35.
— Венчики розовые или красные . . . . 36.
35. Растения с густо оттопыренно опушенными снизу стеблями; венчики 15—20 мм дл.; прилистники до 1.5 см дл., сросшиеся до середины . . . . 15c. *O. vassilczenkoi* Grossh.
— Растения со слабо опушенным стеблем; венчик до 12—15 мм дл.; прилистники короткие . . . . 15d. *O. kachetica* Boiss.
36. Растения с густо буро-опушенными снизу стеблями и мощными высоко сросшимися влагалищеобразными прилистниками 1—2 см . . . . 15a. *O. vaginalis* C. A. Mey.
— Растения с более слабо опушенными стеблями и более короткими прилистниками . . . . 15b. *O. majorovii* Grossh.
37. Однолетник 10—25(35) см выс.; бобы не густо волосистые . . . . 16. *O. komarovii* Grossh.
— Многолетники . . . . 38.
38. Боб густо бело-мохнатый, его скульптура полностью скрыта опушением . . . . 18. *O. michauxii* DC.
— Опушение боба менее густое, не скрывает скульптуру боба . . . . . 17. *O. hohenackeriana* C. A. Mey.

Subgen. 1. *Onobrychis*

Sect. 1. *Dendrobrychis* DC.

1. *O. cornuta* (L.) Desv., 1814, Journ. Bot. Appl. (Paris), 3 : 81. — *Hedysarum cornutum* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 1060. — *Dendrobrychis cornuta* (L.) Galushko, 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 251; он же, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 163.

Описан с Востока; тип: «Oriens, D. Gerard» (LINN).

ЦК: Малк., ВК: В. Сулак., Мах.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. Араг.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан.

Указан для ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 163); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Занг., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1952 : 361, к. 441; Тамамшян, 1954 : 460; она же, 1962 : 254; Хинтибидзе, 1981 : 391).

Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран, Афганистан), Ср. Азия (Туркмения).

Sect. 2. *Lophobrychis* Hand.-Mazz.

2. *O. caput-galli* (L.) Lam. 1778, Fl. Fr. 2 : 651. — *Hedysarum caput-galli* L. 1753, Sp. Pl. : 751.

Описан из Франции.

ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Тамамшян, 1962 : 257).

Южн. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, Иран, Ирак).

Sect. 3. *Onobrychis*

Subsect. 1. *Macropterae* Hand.-Mazz.

3. *O. oxytropoides* Bunge ex Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 530.

Описан из Армении; тип: «in valle montis Alagös Armeniae Rossicae supra Kasafar (Seidl.) (G ?)».

ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ЗК (Гроссгейм, 1952 : 362, к. 443; Галушко, 1980 : 164); ЗЗ: Рион.-Квир., Адж. (Хинтибидзе, 1960 : 38; она же, 1981 : 392).

Эндемик.

4. *O. petraea* (Bieb. ex Willd.) Fisch., 1812, Cat. Jard. Gorenk. : 73. — *Hedysarum petraeum* Bieb. ex Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2 : 1217; Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 180; id. 1819, ibid. 3 : 484. — *Onobrychis ruprechtii* Grossh., 1926, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 5 : 158; он же, 1930, Фл. Кавк. 2 : 350; он же, 1948, Фл. СССР, 13 : 330; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 150; он же, 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 364; Сосн., 1949, Фл. Груз. 5 : 258. — *O. petraea* subsp. *ruprechtii* (Grossh.) Fed., 1967, Спис. раст. Герб. Фл. СССР, 17 : 66.

Описан с Кавказа («Habitat in Caucasi petrosis»).

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 330; Хинтибидзе, 1960 : 46): «Ex Caucaso Cabardinico, 1798».

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Ширв.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан.

Указан для ЗК: В. Куб.; ВЗ: Мург.-Муровд. (Тамамшян, 1962 : 257; Галушко, 1980 : 166).

Эндемик.

5. *O. angustifolia* Chinth., 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 345; она же, 1960, Кавк. предст. *Onobr.* : 43; она же, 1981, Фл. Груз., изд. 2, 7 : 394. — *O. petraea* subsp. *angustifolia* (Chinth.) Fed., 1967, Спис. раст. Герб. Фл. СССР, 17 : 66. — *O. petraea* auct. fl. cauc. non (Willd.) Fisch.

Описан из Грузии; тип: «in viciniis urb. Thbilissi prope pag. Mzcheta, 26 VI 1952 L. Chinthibidze» (TBI).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Эндемик.

6. *O. sosnowskyi* Grossh., 1926, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 5 : 162. — *O. petraea* subsp. *sosnowskyi* (Grossh.) Fed., 1967, Спис. раст. Герб. Фл. СССР, 17 : 66. — *O. stenostachya* subsp. *sosnowskyi* (Grossh.) Hedge, 1970, Fl. Turk. 3 : 567. — *O. petraea* auct. non (Willd.) Fisch. : Тамамш., 1962, Фл. Арм. 4 : 257.

Описан из Турции.

Лектотип (Хинтибидзе, 1960 : 41): «Ольтинский округ Карсской области, близ сел. Башчали. 24 V 1912. Д. Сосновский» (TBI ?).

ЮЗЗ: Месх., Араг.

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Боржоми, Хинтибидзе, 1981 : 394).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Среди образцов этого вида в LE не было ни одного со свободными прилистниками (единственный отличительный признак этого вида у Гроссгейма во «Флоре Кавказа». Изд. 2. 1952. Т. 5).

Subsect. 2. *Onobrychis*

7. *O. montana* (Pers.) Lam. et DC. aggr.

7a. *O. biebersteinii* Sirj., 1925, Onobr. gen. rev. crit. 1 : 144, excl. syn. *Hedysarum confertum* Bieb. — *O. sativa* var. *montana* Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 533, p. p. — *O. montana* auct. non (Pers.) Lam. et DC.: C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 145, p. p. — *O. sativa* auct. non Lam. : Ledeb., 1842, Fl. Ross. 2 : 708. p. p.

Описан с Главного Кавказского хр. («in pratis alpinis et subalpinis totius Caucasi usque ad 2500 m»); неотип (Хинтибидзе, 1958 : 35, pro lectotypo; Хинтибидзе, 1960 : 38): Ингушетия. «Предкавказье. Г. Мат-хох, субальпийский луг, 25 VI 1947, А. Харадзе, Е. Хуцишвили» (TBI).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.

Указан для всех горных районов Сев. Кавказа (Галушко, 1980 : 166); СЗЗ: Анап.-Гел. (Абрау-Дюрсо); ЗЗ: Инг.-Рион. (Васильченко, 1930 : 613; Хинтибидзе, 1960 : 55; она же, 1981 : 401).

Эндемик.

Примечание. Экземпляры с Восточного Закавказья, определенные (in herb. LE) как *O. biebersteinii*, Хинтибидзе относит к *O. transcaucasica* Grossh.

7b. *O. daghestanica* Grossh., 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 115.

Описан из Дагестана.

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 336; Хинтибидзе, 1960 : 61): «Андийский округ, г. Сиух, 8000 фут., на известняковых скалах 29 VI 1915. А. Гроссгейм» (?).

ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер. (Хинтибидзе, 1960 : 61; Галушко, 1980 : 166).

Эндемик.

7c. *O. hamata* Vass., 1930, Изв. Главн. бот. сада СССР, 5—6 : 618.

Описан с Центрального Кавказа (окр. Кисловодска и Карачай).

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 337): «На NNW склонах к р. Аликоновке, близ Бермамыта, 15 VII 1929, 1500 м (Васильченко)» (?).

ЦК: В. Кум.

Указан для ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Хинтибидзе, 1960 : 63).

Эндемик.

7d. *O. kluchorica* Chinth., 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 142.

Описан с Западного Кавказа; тип: «Груз. ССР. Клухорский район, окрестности сел. Маднисхеви, на сухих каменистых склонах. 13 VI 1949, Л. Кемулария-Натадзе, Л. Хинтибидзе» (TBI).

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк. (Хинтибидзе, 1953, цит. соч. : 143; она же, 1960 : 63).

Эндемик.

Примечание. В LE нет образцов этого вида; А. Ю. Магулаев не обнаружил его в ЗК: В. Куб. (Учкулан).

7e. *O. grossheimii* Kolak. ex Fed., 1952, в Гросcг. Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 449; Колак., 1948, Фл. СССР, 13 : 556, descr. ross.; он же, 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 3.

Описан из Абхазии; тип: «Abchasia, jugum Gagricum (in loco Atzkhum dicto). In declivitate lapidoso, 2100 m s. m. Leg. A. Kolakovsky et V. Jabrova. 28 VIII 1947» (SUCH?).

ЗЗ: Абх.
Эндемик.

7f. *O. kemulariae* Chinth., 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 19.
Описан из Центрального Закавказья; тип: «Georgia. Distr. Borshomi. In trajecto Tzkhrazkaro, 2400 m s. m., 19 VII 1952, L. Chinthibidze» (TBI).
ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.
Эндемик.

8. *O. arenaria* (Kit.) DC., 1825, Prodr. 2 : 345. — *Hedysarum arenarium* Kit., 1814, in Willd. Enum. Pl. Horti Berol. Suppl. : 51. — *Onobrychis tanaitica* Spreng., 1820, Neue Entdeck. 2 : 162; Гроссг. 1948, Фл. СССР, 13 : 349; он же, 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 370; Хинт. 1960, Кавк. предст. *Onobr.* : 85; P. W. Ball, 1968, Feddes Repert. 79, 1—2 : 42, p. p.; id. 1968, Fl. Europ. 2 : 190, p. p.; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 164.
Описан из Венгрии.
ЗП: З. Ставр.
Указан для ЗП; ВП: В. Ставр. (Васильченко, 1930 : 631; Гроссгейм, 1952 : 370; Хинтибидзе, 1960 : 85; Галушко, 1980 : 164).
Центр., Вост. Европа; Сев., Ср. Азия.

9. *O. miniata* Stev., 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 3 : 166. — *O. gracilis* Stev. 1856, l. c. : 166, non Bess. — *O. arenaria* subsp. *miniata* (Stev.) P. W. Ball, 1968, Feddes Repert. 79, 1—2 : 42; id. 1968, Fl. Europ. 2 : 190.
Описан из Крыма («in montibus ca. Kischlan et in valle Sudak»).
ЗП: Аз.-Куб.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл.
Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб. (Галушко, 1980 : 164).
Юго-Вост. Европа (Крым).

10. *O. novopokrovskii* Vass., 1930, Изв. Главн. бот. сада СССР, 29, 5—6 : 624.
Описан из Восточного Предкавказья; тип: «Кизляр. р., ю. з. склоны бурунов к дол. р. Терека, верстах в 4—5 к востоку от ст. Червленая, 15 VI 1926, n 269, Новопокровский» (?).
ВП: Тер.-Кум.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.
Указан для ЗП: Аз.-Куб. («окр. Ростова, Баландин») — Хинтибидзе, 1956 : 9; она же, 1960 : 104); ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 164; Magulaev, 1994, неопубликованные данные).
Вост. Европа.

11. *O. viciifolia* Scop. aggr.

11a. *O. transcaucasica* Grossh., 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 137. — ? *Hedysarum confertum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 180; id. 1819, ibid. 3 : 484, non Desf. (sec. Хинт. 1960 : 103). — *O. schuschajensis* Agaeva, 1968, Уч. Зап. Азерб. Гос. унив., сер. биол. 4 : 54. — *O. cadmea* auct. non Boiss.: Гроссг., 1929, Фл. Кавк.: 120; он же, 1930, Фл. Кавк. 2 : 350; он же, 1948, Фл. СССР, 13 : 337; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 150; он же, 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 366; Тамамш., 1954, Фл. Азерб. 5 : 462; она же, 1962. Фл. Арм. 4 : 257. — *O. oxyodonta* auct. non Boiss. et Huet: Гроссг., 1948, цит. соч.: 345; Тамамш., 1962, цит. соч.: 258; Хинт. 1981, Фл. Груз., изд. 2, 7 : 405.
Лектотип (Хинтибидзе, 1960 : 80): «Ахалкалакский уезд, близ с. Гореловки, сухие сенокосы, 31 VII 1924, А. Гроссгейм» (TBI).
ЗЗ: Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.
Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1929 : 140; он же, 1952 : 368, к. 452; Хинтибидзе, 1960 : 81; Тамамшян, 1962 : 258).
Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

11b. *O. altissima* Grossh., 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 141. — ? *O. nemecii* Sirj., 1925, *Onobr.* gen. rev. crit. 1 : 193. — *O. viciifolia* subsp. *altissima* (Grossh.) Ponert, 1972 (1973), Feddes Repert. 83, 9—10 : 642.

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 347): (Армения) «Оз. Гилли, 15, 19 VII 1923, А. Гроссгейм и О. Зедельмейер» (?).

ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Дар.; Т. (Гроссгейм, 1929 : 143; Хинтибидзе, 1960 : 92, она же, 1981 : 409; Тамамшян, 1954 : 463; она же, 1962 : 258).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

11c. *O. inermis* Stev., 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 3 : 165. — *O. sativa* var. *subinermis* Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 532, p. p. — *O. sativa* var. *inermis* (Stev.) Lipsky, 1899, Фл. Кавк.: 288.

Описан по материалам из Крыма и Северного Кавказа («circa Kertsch ad Bosphorum,..., in Caucaso circa Pjatigorsk et in campis elatis ad Hypanin (Kuban)»).

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 347): «Керчь».

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 164); ЗЗ: Абх. (Колаковский, 1985 : 84).

Юго-Вост. Европа (Крым).

11d. *O. cyri* Grossh., 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 123. — ? *O. miniata* f. *dielsii* Sirj., 1925, *Onobr.* gen. rev. crit. 1 : 163. — ? *O. dielsii* (Sirj.) Vass., 1930, Изв. Главн. бот. сада СССР, 29, 5—6 : 619. — *O. bungei* auct. non Boiss.: Sirj. 1925, *Onobr.* gen. rev. crit. 1 : 159, p. p. — *O. sativa* auct. non Lam.: Hohen. 1818, Bull. Soc. Nat. Moscou: 397. — *O. viciaefolia* Trautv., 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 133.

Лектотип (Хинтибидзе, 1960 : 68): «Окр. Тбилиси, ущ. Дабаханки, 19 VI 1919, А. Гроссгейм» (TBI).

ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП; ЗК: Бело-Лаб., В. Куб.; ЦК: Малк.; ВК: Кубин. (Васильченко, 1930 : 617; Гроссгейм, 1952 : 367, к. 449); всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 166); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1952, цит. соч.; Хинтибидзе, 1960 : 68—69); для всех районов Азербайджана (Тамамшян, 1954 : 465).

Эндемик.

11e. *O. bungei* Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 535. — *O. procumbens* Bunge, Pl. Pers. exs. in sched., non Stev. — *O. oxyodonta* auct. non Boiss. et Huet: Sirj., 1925, Onobr. gen. rev. crit. 1 : 160, p. p.

Описан из северного Ирана; тип: «prov. Aderbidjan Persiae bor. prope Siaret (Bunge)» (G; iso — LE!).

Т.

Указан для ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1929 : 132; он же, 1952 : 366, к. 448; Тамамшян, 1954 : 464; она же, 1962 : 257; Хинтибидзе, 1960 : 74.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

11f. *O. iberica* Grossh., 1924, in Grossh. et Schischk. Sched. ad Pl. Or. exs. fa sc. I—VIII : 12 (n 41); он же, 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 146. — *O. caucasica* Sirj. 1925, *Onobr.* gen. rev. crit. 1 : 190, sec. Гроссг. 1929, цит. соч.: 149.

Описан из Грузии; тип: «Transcaucasia, Tiflis, in decliv. siccis, 24 VI 1923» (TBI, iso — LE!).

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Н. Кур.; ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1929 : 148; он же, 1952 : 369—370, к. 455; Васильченко, 1930 : 624; Тамамшян, 1954 : 463; она же, 1962 : 269).

Эндемик.

Примечание. Районы указаны по гербарию LE в соответствии с определениями Гроссгейма, Васильченко и Хинтибидзе. Высушенные гербарные образцы не позволяют провести их точную идентификацию. В протологе *O. iberica* Гроссгейм указывает один отличительный признак этого вида — малые размеры (6—7 мм дл.) венчика («differt a formis *O. sativa* Lam. corolla minor»). В своем обзоре (1929) эспарцетов Кавказа он дополняет признаки *O. iberica* признаком окраски флага (с желтыми пятнами у основания), исчезающим при высушивании растений, и указывает размер венчика до 11 мм дл.

Хинтибидзе (1956 : 9; 1960 : 104) идентифицирует *O. caucasica* Sirj. с северо-кавказским *O. inermis* на том основании, что он описан из Дагестана, а *O. iberica*, с которым синонимизирует *O. caucasica* (Гроссгейм, 1929), является закавказским эндемиком. Однако среди синтипов *O. caucasica* есть образец из Пшавии (Центральное Закавказье); Гроссгейм (1929 : 149) указывает, что центрально-закавказские виды часто заходят в пределы Дагестана. Васильченко (1930 : 605) приводит *O. iberica* для луговых степей и горных лугов равнинного и горного Дагестана. Кроме того, в протологе указано, что у *O. caucasica* гребень боба с зубцами («legumen (immaturum) semiorbiculare,..., crista denticulata»), а у *O. inermis* — без зубцов.

12. *O. hajastana* Grossh., 1929, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 6 : 135.

Описан из Армении.

Лектотип (Гроссгейм, 1948 : 345): «Близ Джирвиша, 31 V 1922, А. Гроссгейм» (TBI?).

1. Чашечка прижато-пушистая; венчик фиолетово-розовый . . . . 12a. *O. hajastana* Grossh. subsp. *hajastana*.
2. Чашечка голая; венчик почти целиком белый, только на конце лодочки светло-фиолетовый . . . . 12b. *O. hajastana* Grossh. subsp. *takhtajanii* (Sytin) Menits.

12a. *O. hajastana* Grossh. subsp. *hajastana*.

ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ЮЗЗ: Араг. (Хинтибидзе, 1960 : 79); ЮЗ: Дар., Нах., Занг. (Гроссгейм, 1929 : 136; Тамамшян, 1954 : 463; она же, 1962 : 258).

12b. **O. hajastana Grossh. subsp. takhtajanii (Sytin) Menits. comb. nov.** — *O. takhtajanii* Sytin, 2000, Бот. журн. 85, 7 : 117.

Тип: «Армения, хр. Даралагез (Айоцзорский хр.) близ с. Гнишик. Нагорно-ксерофитные колючеподушечниковые (*Onobrychis cornuta*) сообщества. 18 VI 1997, А. Данченко» (LE!).

ЮЗ: Сев., Дар.

Юго-Зап. Азия (Турция).

Subgen. 2. *Hymenobrychis* (DC.) Peterm.

Sect. 1. *Hymenobrychis* DC.

13. *O. tournefortii* (Willd.) Desv., 1814, Journ. Bot. Appl. (Paris), 3 : 81. — *Hedysarum tournefortii* Willd., 1802, Sp. Pl. 3 : 1214. — *Xanthobrychis tournefortii* (Willd.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 54.

Описан из Армении («Habitat in Armenia»).

Указан для ЮЗЗ: Араг. (Гроссгейм, 1952 : 375, к. 466). Не приводится для Закавказья ни Ширяевым (Sirjaev, 1925 : 77), ни Тамамшян (1962 : 269—270).

Юго-Зап. Азия (Турция).

14. *O. radiata* (Desf.) Bieb. agrr.

14a. *O. radiata* (Desf.) Bieb., 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. 2, t. 55. — *Hedysarum radiatum* Desf., 1808, Coroll. 87 : t. 66. — *H. buxbaumii* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 179. — *Onobrychis circinata* Ledeb., 1842, Fl. Ross. 1 : 712. — *O. froedinii* Sirj. et

Rech. fil. 1939, Ann. Nat. Hofmus. Wien, 49 : 270. — *Xanthobrychis radiata* (Desf.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55, sine indic. exacta basyon.

Описан из Армении по сборам Турнефора (P?).

ЗК: В. Куб. (Учкулан); ЦК: Малк. (Былым), В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Севан., Занг., Ю. Караб.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Хинтибидзе, 1981 : 413); Лори; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1952 : 375, к. 465; Тамамшян, 1954 : 467; она же, 1962 : 269).

Юго-Зап. Азия (Турция).

14b. *O. bobrovii* Grossh., 1948, Фл. СССР, 13 : 554, 363. — *O. michauxii* var. *glabra* Trautv. 1866, in Radde, Ber. biol.-geol. Unters. Kauk. Land. 1 : 150. — *O. circinata* f. *caucasica* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 133. — *Xanthobrychis bobrovii* (Grossh.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 54.

Описан из Дагестана; тип: «Prov. Dagestan. Distr. Kasi-Kumukh, prope Kumukh. In schistosis ad Koissu. 5000′. 7. Jul. 1897, Th. Alexeenko» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Асса-Арг., Кубин. (Гроссгейм, 1952 : 374, к. 463; Тамамшян, 1954 : 469; Галушко, 1980 : 163).

Эндемик.

Примечание. Среди светлоплодных форм *O. bobrovii* нередко встречаются растения и с темно-коричневыми бобами; неясно, каким признаком тогда отличить его от следующего вида.

14c. *O. meschetica* Grossh., 1948, Фл. СССР, 13 : 554, 364. — *O. circinata* var. *lamprocarpa* Trautv. et var. *caucasica* Trautv., 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 133.

Описан по материалам из Центрального Закавказья, Месхетии и Аджарии; тип: «prope Borshomi 2 VI 1865 N 35, Radde» (?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗЗ: Адж. (Гроссгейм, 1948 : 364; он же, 1952 : 375; Хинтибидзе, 1981 : 412).

Эндемик.

Примечание. Среди темноплодных форм встречаются формы со светлыми плодами.

15. *O. vaginalis* C. A. Mey. aggr.

15a. *O. vaginalis* C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 145. — *O. radiata* f. *vaginalis* (C. A. Mey.) Sirj. 1926, *Onobr.* gen. rev. crit. 2 : 91.

Описан из Азербайджана («in collibus lapidosis aridis prope Baku»). Isotypus «Enum cauc. casp. N 1286, Meyer» (LE!).

ВК: Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.
Эндемик.

15b. *O. majorovii* Grossh., 1948, Фл. СССР, 13 : 553, 363. — *O. radiata* var. *parviflora* Vass. 1930, Изв. Главн. бот. сада СССР, 29, 5—6 : 633. — *Xanthobrychis majorovii* (Grossh.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55; он же, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 163.

Описан с Восточного Кавказа; тип: «in Kumtorkali, 30—31.1926, leg. N. Krivitzyn» (?).

ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Тер.; ВК: Асса-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.

Указан для ЦК: Малк. (Галушко, 1980 : 163).

Эндемик.

15c. *O. vassilczenkoi* Grossh., 1948, Фл. СССР, 13 : 553, 361. — *O. radiata* var. *aestivalis* Ledeb., 1842, Fl. Ross. 1 : 713. — *O. radiata* f. *pjatigorskensis* Sirj., 1926, *Onobr.* gen. rev. crit. 2 : 92. — *O. vaginalis* f. *pjatigorskensis* (Sirj.) Grossh., 1930, Фл. Кавк. 2 : 354. — *Xanthobrychis vassilczenkoi* (Grossh.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55; он же, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 163.

Описан из Центрального Кавказа; (и з о?) т и п «(prope) Pjatigorsk, (18)96 VI, leg. D. L(itvinov)» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг.

Указан для ЗК: Бело-Лаб., В. Куб. (Гроссгейм, 1952 : 373, к. 459; Галушко, 1980 : 163).

Вост. Европа.

15d. *O. kachetica* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 75. — *Xanthobrychis kachetica* (Boiss. et Buhse) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55.

Описан из Восточного Закавказья; т и п: «in lapidosis apricis Kachetiae prope Marienfeld (errore Marienbad), Hohenacker» (G?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.

Эндемик.

16. *O. komarovii* Grossh., 1944, Изв. АН АзФАН СССР, 10 : 36. — *O. michauxii* auct. non DC.: Sirjaev, 1926, Onobr. gen. rev. crit. 2 : 87, p. p. — *O. hohenackeriana* auct. non C. A. Mey.: Rech. fil. 1984, Fl. Iran. 157 : 456.

Описан из Восточного Закавказья; т и п: (Азербайджан) «Агдашский р-н, хр. Боздаг, в ущелье Куры, 16 V 40, А. Гроссгейм» (ВАК).

ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Севан., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1952 : 376, к. 468; Тамамшян, 1954 : 469; Хинтибидзе, 1981 : 414).

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

17. *O. hohenackeriana* C. A. Mey., 1837, Bull. Scientif. Acad. Sci. Pétersb. 2, 3 : 37 (Mem. Kais. Acad. Wiss. T. 3 : 10). — *Xanthobrychis hohenackeriana* (C. A. Mey.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55. — *O. kachetica* auct. non Boiss. et Buhse: Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 552, p. p. — *O. michauxii* auct. non DC.: Sirj., 1926, Onobr. gen. rev. crit. 2 : 87; Тамамш., 1962, Фл. Арм. 4 : 270.

Описан из Талыша («in locis lapidosis altiorum montium Talusch praesertium in tractu Swant» (?).

ВЗ: Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Занг., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

18. *O. michauxii* DC., 1825, Prodr. 2 : 347.

Описан из Ирана; т и п: «Persia, Michaux» (G-DC.).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ЦЗ: Лори (Тамамшян, 1962 : 270); ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1952 : 376, к. 466).

Юго-Зап. Азия (Иран).

Sect. 2. *Heliobrychis* Bunge ex Boiss.

19. *O. subacaulis* Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 544.

Описан из Ирана; т и п: «in lapidosis sterilissimis disr. Khoi prov. Aderbidjan Persiae borealis (Szow.)» (G).

ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Иран).

20. *O. atropatana* Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 541. — *O. ornata* subsp. *atropatana* (Boiss.) Ponert, 1972(1973), Feddes Repert. 83, 9—10 : 643.

Описан по материалам из Нахичевани и иранского Азербайджана.

Л е к т о т и п (Гроссгейм, 1948, Фл. СССР, 13 : 356): Нахичевань («Bei Nachitschewan, 11, Mai 1847, Buhse», LE!).

ЮЗ: Дар., Нах., Занг.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ю. Караб. (Гроссгейм, 1952 : 372, к. 456; Тамамшян, 1954 : 467; она же, 1962 : 269).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

21. *O. heterophylla* C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 146. — *Xanthobrychis heterophylla* (C. A. Mey.) Galuschko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55.

Описан из Талыша; тип: «in locis siccis lapidosis montium Talusch prope pagum Swant (alt. 670 hexap.)» (?).

Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. Возможно, к этому виду принадлежит *O. heliocarpa* Boiss. 1843, Diagn. Ser. 1, 2 : 93; id. 1872, Fl. Or. 2 : 544; Тамамш., 1954, Фл. Азерб. 5 : 466. Материал по этому виду в LE отсутствует.

22. *O. buhseana* Bunge ex Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 541. — *Xanthobrychis buhseana* (Boiss.) Galushko, 1979, Фл. Сев. Кавк. и вопр. ист. 3 : 55.

Описан из Ирана; тип: «in monte Ssahend Persiae borealis prope Tabris (Buhse)» (G — Boiss.).

ЮЗ: Дар., Нах.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1952 : 372, к. 457; Тамамшян, 1962 : 269).

Юго-Зап. Азия (Иран).

23. *O. argyrea* Boiss., 1849, Diagn. Ser. 1, 9 : 107.

Описан из Турции; тип: «Cappadocia ad Euphratem, Aucher 1053» (G).

? ЗЗ: Адж. («Transcaucasia, Nordmann»).

Указан для ЗЗ: Адж. (Гроссгейм, 1952 : 370).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Благодарности

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 99-04-49790.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева Л. И. Род Эспарцет — *Onobrychis* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 93—98.

Васильченко И. Т. Материалы к познанию эспарцетов (р. *Onobrychis*) Северо-Кавказского края, равнинного Дагестана и Башкирии // Изв. Гл. бот. сада СССР. 1930. Т. 29. Вып. 5—6. С. 603—637.

Власов М. И. К изучению систематики мелкоплодной группы кавказских видов эспарцета из секции *Onobrychis* рода *Onobrychis* Mill. // Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова. 1972. Вып. 28. С. 53—61.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону. 1980. Т. 2. 350 с.

Гроссгейм А. А. Эспарцеты Кавказа. 1. Обзор видов секции *Eubrychis* DC. (p. p.) подсекции *Macropterae* Hand.-Mazz. // Зап. научно-прикл. отд. Тифл. Бот. сада. 1926. Вып. 5. С. 149—168.

Гроссгейм А. А. Эспарцеты Кавказа. 2. Обзор видов подрода *Euonobrychis* Bunge секции *Eubrychis* DC. подсекции *Vulgatae* Hand.-Mazz. // Зап. научно-прикл. отд. Тифл. Бот. сада. 1929. Вып. 6. С. 113—151.

Гроссгейм А. А. Систематика кавказских представителей секции *Hymenobrychis* DC. рода эспарцет в связи с некоторыми вопросами истории флоры Кавказа // Изв. АН АзербССР. 1945. Т. 9. С. 42—43.

Гроссгейм А. А. Критические заметки по систематике и географии кавказских представителей секции *Hymenobrychis* DC. рода *Onobrychis* (L.) Adans. // Изв. АН АзербССР. 1946. Т. 12. С. 30—42.

Гроссгейм А. А. Род Эспарцет — *Onobrychis* Adans. // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 319—367.

Гроссгейм А. А. Род *Onobrychis* Adans. — Эспарцет // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. М.; Л., 1952. Изд. 2. Т. 5. С. 358—376.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Тбилиси, 1958. Изд. 2. Т. 3. 292 с.

Магулаев А. Ю. Хромосомные числа, распространение и некоторые вопросы таксономии видов *Onobrychis* подрода *Hymenobrychis* (*Fabaceae*) Северного Кавказа // Бот. журн. 1995. Т. 8. № 7. С. 55—59.

Марджанишвили Ю. В., Кобахидзе Л. А. Материалы к кариосистематическому изучению кавказских видов *Onobrychis* Adans. // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси. 1965. Вып. 24. С. 65—72.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Положий А. В. Об *Onobrychis tanaitica* Spreng. и близких видах // Зам. сист. Томск. Т. 81. С. 1—4.
Тамамшян С. Г. Род *Onobrychis* Adans. — Эспарцет // Флора Азербайджана. Баку, 1954. Т. 5. С. 458—471.
Тамамшян С. Г. Род *Onobrychis* Adans. — Эспарцет // Флора Армении. Ереван, 1962. Т. 4. С. 249—270.
Хинтибидзе Л. С. Кавказские представители рода *Onobrychis* Adans. секции *Eubrychis* DC. // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1956. 19 с.
Хинтибидзе Л. С. Что такое *Onobrychis biebersteinii* Sirjaev? // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1958. Вып. 20. С. 34—41.
Хинтибидзе Л. С. Кавказские представители рода *Onobrychis* Adans. // Моногр. Бот. ин-та АН ГрузССР. Сер. А. Сист. и геогр. раст. 1960. Вып. 3. С. 1—117.
Хинтибидзе Л. С. Род *Onobrychis* Mill. — Эспарцет // Флора Грузии. Тбилиси, 1981. Изд. 2. Т. 7. С. 387—415.
Boissier E. Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1872. Vol. 2. 1159 p.
De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1826. 2 p.
Handel-Mazzetti H. Revision der balkanischen und vorderasiatischen *Onobrychis*-Arten aus der Sektion *Eubrychis* // Österr. Bot. Zeitschr. 1909. Bd 59. S. 369—378, 424—430, 479—488. 1910. Bd 60. S. 5—12, 64—71.
Hedge I. C. Onobrychis Adans. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 560—589.
Magulaev A. Yu. Information from Stauropol State Pedagogical Institute Herbarium (Stauropol, Russia). 1994. Unpublished floristic data based on herbarium material // G. P. Yakovlev et al. Legumes of Northern Eurasia. A check-list. Kew, 1996. 654 p.
Rechinger K. H. Onobrychis // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Papilionaceae 2. Graz, 1984. N 157. S. 387—464.
Sirjaev G. I. Onobrychis generis revisio critica. Publ. Fac. Sci. Univ. Brno, 1925. Cis. 56. P. 1—195. 1926. Cis. 76. P. 1—165.
Sirjaev G. I. Supplementum ad monographiam «*Onobrychis* generis revisio critica» // Изв. Бълг. бот. друж. 1931. Т. 4. С. 7—24.
Sirjaev G. Supplementum 2 ad «*Onobrychis* generis revisio critica». Publ. Fac. Sci. Univ. Brno, 1937. Vol. 242. P. 1—13.
Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia. A check-list. Kew, 1996. 724 p.

SUMMARY

A critical survey of the Caucasian species of *Onobrychis* (*Fabaceae*) with a key for their determination is presented, based on the herbarium collections of Komarov Botanical Institute (LE) (including recent collections) and main literature sources. There are 23 species in the Caucasus; some of them (*O. montana*, *O. viciifolia*, *O. radiata*, *O. vaginalis*) are aggregate species containing a number of allied microspecies.

УДК 582.951.6 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© Т. Н. Попова

ОБЗОР КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *RHYNCHOCORYS* (*SCROPHULARIACEAE*)

T. N. POPOVA. REVIEW OF CAUCASIAN SPECIES OF *RHYNCHOCORYS* (*SCROPHULARIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.05.2001

Статья содержит обзор 4 видов рода *Rhynchocorys* Griseb., выявленных для Кавказа (вместо 2, принятых во «Флоре СССР» (Шишкин, 1955)). Представлены ключ для их определения, синонимика, ареалы по схеме, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).
Ключевые слова: флора, Кавказ, норичниковые, *Rhynchocorys*.

Своеобразный, но малоизвестный род *Rhynchocorys* Griseb. (*Scrophulariaceae*) хорошо отличается от близких родов трибы *Rhinantheae* Benth.: от *Rhinanthus* L. — по наличию верхней губы венчика в виде вытянутого изогнутого или прямого носика и некрылатых, полушаровидных или сжатых с боков семян. Кроме того, в отличие от рода *Pedicularis* L. для его видов характерно наличие двугубой чашечки, у которой верхняя губа с 2 притупленными зубцами, а нижняя — двураздельная с острыми долями. *Rhynchocorys* Griseb. распространен преимущественно на Кавказе, в северо-западном Иране, на севере Турции и Ирака; только 1 вид, встречающийся на Кавказе и в Турции, известен также из Средиземноморья, Южной и Юго-Восточной Европы (Сицилия, Италия, Греция, Румыния и Болгария).

К. Линнею (Linne, 1753) было известно 2 вида этого рода, но он рассматривал их в границах рода *Rhinanthus* (*R. orientalis* L. и *R. elephas* L.). Кавказские виды *Rhynchocorys* были изучены (под руководством Е. А. Буш) Д. П. Кемпинской (1941), давшей описания и ключ для определения 3 принимаемых ею видов (*R. orientalis* (L.) Benth., *R. elephas* (L.) Griseb., *R. stricta* (C. Koch) Albov), рисунки с морфологическими деталями и подразделение рода на 2 секции: *Orientales* Kempinskaja и *Elephanthes* Kempinskaja (=sect. *Rhynchocorys*), включающей тип рода. Однако эта статья осталась незамеченной как отечественными, так и зарубежными ботаниками.

Монографий рода *Rhynchocorys* не опубликовано, последний обзор, выполненный R. B. Burbidge, I. B. K. Richardson (1970), насчитывает 6 видов, из них *R. elephas* включает в себя 5 подвидов. Большинство видов рода — травянистые многолетники или однолетники, только 2 вида — полукустарники (*R. kurdica* Nab. (Ирак, Турция) и *R. odontophylla* Burbidge et Richardson (Турция, Агри)) — описаны уже в XX столетии. Авторам этого обзора были недостаточно известны кавказские материалы по роду, кроме того, для правильной оценки таксономической значимости признаков необходимы наблюдения в природе в течение всего вегетационного периода, так как габитус растений сильно изменчив, особенно в фазе плодоношения.

Б. К. Шишкин (1955) приводил только 2 вида *Rhynchocorys* для Кавказа, хотя А. А. Гроссгейм (1932, 1949) и Л. М. Кемулария-Натадзе (1967) насчитывали 3 вида, так как признавали видовую самостоятельность *R. stricta* (C. Koch) Albov. Большинство кавказских исследователей (Косенко, 1970; Галушко, 1980; Дмитриева, 1990) затруднялись в разграничении *R. stricta* и *R. elephas*, и ареал последнего вида принимался для Кавказа слишком широким.

Просмотр материалов кавказского сектора Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) с учетом ревизии рода, выполненной Burbidge и Richardson (1970), а также таксономических обработок рода во флорах республик Закавказья (Ахундов, 1957; Габриэлян, 1987; Кемулария-Натадзе, 1952) и сопредельных стран: Турции (Hedge, 1978) и Ирана (Rechinger, 1981) позволил уточнить ареалы и номенклатуру видов *Rhynchocorys* на Кавказе и признать наличие 4 видов, подробный ключ для определения которых дается далее, ввиду отсутствия описаний 2 видов (*R. stricta* и *R. maxima* C. Richter) во «Флоре СССР».

1. Верхняя губа венчика с дугообразно изогнутым носиком, оканчивающимся маленькой плоской округлой реснитчато-опушенной пластинкой. Зубец в основании носика широкий, округлый. Растения однолетние, мягковолосистые, стебли слабые, 20—60 см дл. .... 1. *R. orientalis* (L.) Benth.
— Верхняя губа венчика с прямым или восходящим носиком, на верхушке без расширения ...... 2.
2. Однолетник; стеблевые листья в 2—3 парах, рано опадающие, почти сидячие, яйцевидные; прицветные значительно мельче, треугольно-яйцевидные или почти ромбовидные. Цветоножки 0.1—0.4 см дл., при плодах почти не удлиняются. Чашечки сплошь мелковолосистые, в нижней части с заметными более длинными многоклеточными густыми волосками. Зубец в основании носика короткий (2 мм дл.), узкий, почти нитевидный. Семена по 4—8 в коробочке, полушаровидные, сероватые, мелкоячеистые, 1.5—2 мм дл. .... 4. *R. stricta* (C. Koch) Albov.
— Многолетники; стеблевые листья на черешках (3—5 мм дл.) продолговатые, обычно долго сохраняющиеся, прицветные листья сходные со стеблевыми по форме, уменьшенные. Цветоножки более длинные, 0.5—3 см дл. Коробочка с 20—30 семенами, более мелкими, черноватыми .... 3.
3. Нижняя губа венчика 2.0—3.5 см в диам.; зубец в основании носика узкий линейный, до 4 мм дл. Цветоножки более 2 см дл. Семена бугорчато-ямчатые, 1.2—1.5 мм дл. Растения 30—60 см выс., мягковолосистые, стебли при основании с чешуевидными листьями. Листья с (7)10—12 зубцами с каждой стороны пластинки .... 3. *R. maxima* C. Richter.
— Нижняя губа венчика 1.0—2.0 см в диам., зубец в основании носика широкотреугольный, заостренный, около 2 мм дл. Цветоножки 1.5—2 см дл. Семена узкобороздчатые, 1.0—1.2 мм дл. Растения 20—40 см выс., слабо опушенные, иногда почти голые. Листья с 5—6 зубцами с каждой стороны листовой пластинки .... 2. *R. elephas* (L.) Griseb.

Sect. 1. *Orientales* Kempinskaja, 1941, Бот. журн. 26, 1 : 49.

Typus sect.: *R. orientalis* (L.) Benth.

1. *R. orientalis* (L.) Benth., 1846 in A. DC. Prodr. 10 : 559; Шишк., 1955, Фл. СССР, 22 : 686; Burbidge et Richardson, 1970, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 30, 1 : 10. — *Rhinanthus orientalis* L. 1753, Sp. Pl.: 603. — *Elephas orientalis* (L.) Guss., 1828, Fl. Sic. Prodr. 2 : 155, in observ. — *E. incurva* G. Don, 1838, Syst. 4 : 619. — *Elephantina orientalis* (L.) Bertol. 1844, Fl. Ital. 6 : 281.

Описан «с Востока» (из Грузии).

Лектотип (Hedge, 1978, in Davis, Fl. Turk. 6 : 779): «*Elephas iberica*, flore insigne proboscide incurva» Tournefort (P — Tourn. 6391, iso — B — Willd. 11157).

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В.-Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегри-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция: Карс, Эрзерум).

Примечание. Наиболее широко распространенный на Кавказе вид рода, нередок в среднегорном и субальпийском поясах, вдоль ручьев, на лугах, в кустарниках, на высоте 800—2800 м над ур. м. (Попова, 1990). Rechinger (1981) не приводит этот вид для Ирана, гербарные образцы из «Персии» (LE: Szowitz, Фляксбергер) собраны в Нахичевани.

Sect. 2. *Rhynchocorys* — sect. *Elephanthes* Kempinskaja, 1941, Бот. журн. 26, 1 : 49.

Typus sect.: *R. elephas* (L.) Griseb., тип рода.

2. *R. elephas* (L.) Griseb., 1844, Spicil. Fl. Rum. et Bith. 2 : 12; Шишк., 1955, Фл. СССР, 2 : 687, p. p., excl. syn. *R. stricta* (C. Koch) Albov, cum auct. Grossh. — *Rhinanthus elephas* L. 1753, Sp. Pl.: 603. — *Rhynchocorys elephas* (L.) Griseb. var. *glabrescens* Benth., 1846 in DC. Prodr. 10 : 559. — *Rhynchocorys elephas* (L.) Griseb. subsp. *glabrescens* (Benth.) Burbidge et Richardson, 1970, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 30, 1 : 105.

Описан из Италии.

Лектотип (Burbidge et Richardson, 1970 : 105): Herb. LINN. 758/1.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.-Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Севан., Занг., Мегри-Зан.

Южн. и Юго-Вост. Европа, Средиз., Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Ирак).

Примечание. На Кавказе преобладают мало опушенные формы этого вида, с почти голой чашечкой, на которой видна сеть жилок, листья с 5—6-городчатыми зубцами с каждой стороны листовой пластинки. Описания этого вида кавказскими ботаниками нередко ошибочны, поскольку совмещают признаки 3 видов: собственно *R. elephas*, *R. stricta* и *R. maxima*, характерного для Талыша и Северного Ирана. До полного изучения изменчивости *R. elephas* выделение подвидов и установление их ареалов нецелесообразны.

3. *R. maxima* C. Richter, 1885, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 50 : 25; Burbidge et Richardson, 1970, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 30 : 103; Rech. fil. 1981, Fl. Iran. 147 : 209. — *R. elephas* var. *cordata* Benth., 1846 in DC. Prodr. 10 : 559. — *R. elephas* auct., non (L.) Griseb.: Ахундов, 1957, Фл. Азерб. 7 : 537, p. p.

Описан из Ирана.

Тип: «Iran. Gilan, prope Rascht: Per-i-basar, 1882, Th. Pichler»; W. iso — K, LE! T.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран: Азербайджан (Ардебиль), Гилян, Мазандеран, Горган).

Примечание. Вид, впервые приведенный для Талыша Rechinger (1981), характеризуется наличием крупных венчиков, а также крупными сочными стеблями и наличием прикорневых чешуйчатых листьев. Цветет уже в марте—апреле, в отличие от остальных относительно высокогорных видов встречается в низменных районах, на уровне моря. Растения, собранные во второй половине лета, сильно разветвленные, с многочисленными коробочками.

4. *R. stricta* (C. Koch) Albov, 1893, Bull. Herb. Boiss. 1, 5 : 262; он же, 1895, Тр. Тифл. Бот. Сада, вып. 1, Прилож. 1. Мат. Фл. Колх.: 194; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 549, cum auct. Grossh.; Burbidge et Richardson, 1970, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 30, 1 : 103, cum auct. C. Koch; Hedge, 1978, Fl. Turk. 6 : 779. — *Rhinanthus strictus* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 684. — *Rhynchocorys elephas* var. *stricta* (C. Koch) Boiss., 1879, Fl. Or. 4 : 478. — *R. intermedia* Albov, 1891, Отч. и тр. Одесск. Отд. Росс. общ. Сад. 1890, прилож.: 106. — *R. elephas* auct. non (L.) Griseb.: Шишк., 1955, Фл. СССР, 22 : 687, p. p.

Описан из Турции.

Тип: im pontischen Hochgebirge (Djimil) auf Urgestein, c. 5500—9000 (1675—2745 m) hoch (1 VIII 1843) C. Koch (B ?).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция: Эрзурум, Трабзон, Джимил).

Примечание. Ареалом этого вида являются горные хребты, ограничивающие Колхиду. Вид не был признан Б. К. Шишкиным (1955), однако по современному достаточно полному гербарному материалу можно уточнить как его ареал и экологию, так и морфологические особенности. Он предпочитает более суходольные участки, чем *R. elephas*, не редок на известняках. Растения однолетние, обычно разветвленные в нижней части стебля, стеблевые листья рано опадают, прицветные резко от них отличаются, почти ромбовидные. Характерны густое оттопыренное опушение чашечки, из более длинных волосков в нижней ее части, и более крупные семена по сравнению с другими видами рода.

Благодарности

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 99-04-49790.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахундов Г. Ф. Род *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 536—539.

Габриэлян Э. Ц. Род *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 353—356.

Галушко А. И. *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 94 с.

Гроссгейм А. А. Род *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Флора Кавказа. Тифлис—Эривань, 1932. Т. 3. С. 404—405.

Гроссгейм А. А. Род *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Определитель растений Кавказа. М., 1949. С. 319—320.
Дмитриева А. А. Род *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1990. Т. 1. 235 с.
Кемпинская Д. П. Род *Rhynchocorys* Griseb. во флоре СССР // Бот. журн. 1941. Т. 26. № 1. С. 44—51.
Кемулария-Натадзе Л. М. *Rhynchocorys* Griseb. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 632—634.
Кемулария-Натадзе Л. М. *Rhynchocorys* Griseb. — Хоботник // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. М.; Л., 1967. Изд. 2. С. 548—549.
Косенко И. С. Род Хоботник — *Rhynchocorys* Griseb. // Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 349 с.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.
Попова Т. Н. *Rhynchocorys orientalis* (L.) Benth. Список растений Гербария Флоры СССР. Л., 1990. Т. 27. Вып. 143. № 7143. С. 102.
Шишкин Б. К. Род Ринхокорис — *Rhynchocorys* Griseb. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 686—687.
Burbidge R. B., Richardson I. B. K. A revision of the genus *Rhynchocorys* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1970. T. 30. N 1. P. 97—107.
Hedge I. C. *Rhynchocorys* Griseb. // Davis P. H. Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 778—781.
Linne C. Species Plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
Rechinger K. H. *Rhynchocorys* // Flora Iranica. Graz, 1981. Lfg. 147. S. 208—210.

SUMMARY

A taxonomical account of four Caucasian species of *Rhynchocorys* (*Scrophulariaceae*), instead of two accepted by B. Schischkin (1955), is presented with a key for their determination, synonymy and distribution ranges according to the scheme worked out for the Conspectus of Caucasian Flora (Menitsky, 1991).

УДК 582.5; 582 : 019/.942 — Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© С. С. Иконников

НОВЫЙ ВИД РОДА *ACANTHOLIMON* (*LIMONIACEAE*) С ПАМИРА

S. S. IKONNIKOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *ACANTHOLIMON* (*LIMONIACEAE*) FROM PAMIR

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.03.2001

Приведено описание нового вида рода *Acantholimon* (*Limoniaceae*) Памира.
Ключевые слова: *Acantholimon stanjukoviczii* sp. nov., Памир.

Описываемый далее вид отмечен в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН монографом рода *Acantholimon* Boiss. И. А. Линчевским (1908—1997) с указанием типа и ряда образцов, но до настоящего времени не был опубликован.

Acantholimon stanjukoviczii Lincz. ex Ikonn. sp. nov. (Sect. *Stateopsis* Boiss.). Fruticulus densiusculus subhemispherico-pulvinatus, 7—25 cm in diam.; rhizoma crassiusculum; folia viridia, plano-triquetra, subulata, apice acerosa, glabra, margine munute ciliata-scabra, 7—9 mm lg., 0.4—0.6 mm lt.; scapi folia plus minusve longe superantes, 2—4 cm alti, simplici, glabri; inflorescentia spiculis solitariis-binis, unifloris vel bifloris;

bractea exterior glabra, 2—3 mm lg., interioribus ca. duplo-triplo brevior, late ovata, margine angustiuscule membranacea; calyx 7—9 mm lg., infundibuliformis, albus, 10-lobus limbo pallido 3—4 mm in diam., glabro; tubo 4—5 mm lg., inter nervos purpureos sparse pilosiusculo; petala in vivo rosea. Fl. VII—VIII.

Typus: Pamir Orientalis, systema fl. Biljand-Kiik, ad. ostium fl. Zulum-Art, pratum alpinum, ca. 4000 m s. m., 28 VII 1950, N 113, K. V. Stanjukovicz (LE).

Affinitas. *A. pamirico* Czerniak. ex Lincz. affine est, sed foliis brevioribus (7—9 mm, non 15—25 mm lg.) et angustioribus (0.4—0.6 mm non ca. 1 mm lt.), scapis brevioribus (2—4 cm, non 5—12 cm alt.); a *A. laevigato* (Peng) R. Kam. scapis brevioribus (2—4 cm, non 5—9 cm alt.), glabris (non pilosis), foliis brevioribus (7—9 mm, non 10—25 mm lg.) et calyce inter nervos sparse pilosiusculo differt.

Area geographica: Planta pamirensis endemica.

Species haec in memoriam investigatoris vegetationis alpimontanae pamirensis Kirilli Stanjukoviczii, quis planta a me describi, collegit, denominata est.

Кустарничек; подушки довольно плотные, полусферической формы, 7—25 см в диам. Корневище толстоватое. Листья зеленые, плоско-трехгранные, шиловидные, 7—9 мм дл., 0.4—0.6 мм шир., на верхушке с жестким острием, голые, по краям мелкореснитчатые. Цветоносы превышают листья, простые, 2—4 см выс., голые; цветки собраны в 1—2-цветковые колоски; наружный прицветник голый, 2—3 мм дл., в 2 раза короче внутренних, широкояйцевидный, перепончато окаймленный. Чашечка 7—9 мм дл., воронковидная, белая, голая, 10-лопастная, ее отгиб 3—4 мм в диам., светлый; трубка чашечки 4—5 мм дл., с пурпурными жилками, голая, но с отдельными волосками между жилками. Лепестки розовые. Цв. VII—VIII.

Тип: Восточный Памир. Бассейн р. Билянд-Киик, устье р. Зулум-Арт. Бортовой луг вдоль реки на высоте 4000 м над ур. м. 28 VII 1950, № 113, К. В. Станюкович (LE).

Паратипы (paratypi): Памир, бассейн р. Билянд-Киик, склоны гор в окр. р. Карай-Кошан, 8 VIII 1950, № 225, № 247, К. В. Станюкович.

Родство. От близкого *A. pamiricum* Czerniak. ex Lincz. отличается мелкими (7—9 мм, а не 15—25 мм дл.) и более узкими (0.4—0.6 мм, а не около 1 мм шир.) листьями и короткими (2—4 см, а не 5—12 см выс.) цветоносами. От *A. laevigatum* (Peng) R. Kam. отличается короткими голыми цветоносами 2—4 см (а не опушенными, 5—9 см) выс., а также опушенной между жилками чашечкой и более короткими листьями (7—9 мм, а не 10—25 мм дл.).

Эндемик флоры Памира.

Название вида дано в память исследователя высокогорной растительности Памира Кирилла Владимировича Станюковича (1911—1986), впервые собравшего это растение.

SUMMARY

A new species of the genus *Acantholimon* (*Limoniaceae*) is described from Pamir.

УДК 582.572 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© Р. А. Аскерова, П. Х. Гарахани

НОВЫЙ ВИД РОДА *ORNITHOGALUM* (*HYACINTHACEAE*) ИЗ АЗЕРБАЙДЖАНА

R. A. ASKEROVA, P. KH. GARAKHANI. NEW SPECIES OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* (*HYACINTHACEAE*) FROM AZERBAIJAN

Институт ботаники АН Азербайджана
370073 Баку, Потомдартское шоссе, 40
Поступила 14.06.2000

Приведено описание нового вида *Ornithogalum azerbaidzhanicum* из северо-западного Азербайджана.
Ключевые слова: *Ornithogalum azerbaidzhanicum* sp. nov., *Hyacinthaceae*, северо-западный Азербайджан.

При обработке видов рода *Ornithogalum* L. нами были обнаружены гербарные образцы, собранные в северо-западном Азербайджане и определенные под различными названиями. Экземпляры из Шекинского (Нухинского) и Гянджинского районов тестированы как *O. oligophyllum* E. D. Clarke, гербарные листы из Казахского р-на — как *O. nanum* Sibth. et Sm. Изучение данных сборов выявило принадлежность их к новому виду. Он наиболее близок к *O. woronowii* Krach. (подрод *Hypogaeum* Zahar.) и *O. sibthorpii* Greuter (подрод *Amphigalum* Zahar.), которые в Азербайджане не встречаются.

Ornithogalum azerbaidzhanicum Askerova et Garakhani sp. nov. — Bulbus ovatus, haud magnus, ad 2 cm in diam. Scapus 7—11 cm alt. Folia 2—3(4), 7—16 cm lg., inferne angustata, superne late lanceolata, medio stria alba. Pedecelli floribus longiores, post anthesin horizontaliter expansi. Bracteae anguste lanceolata. Flores 1—2. Perigonii phylla oblongo-lanceolata, 8—15 mm lg., 4 mm lt., dorso stria lata viridi albo marginulata apice breviter acutata. Filamenta dimidio perigonii aequantia vel longiora. Ovarium cylindraceum 3.5—3.7 lg. Stylus ovario aequans vel longiore, 3.8—4 mm lg.

Typus: Azerbajdzan, distr. Nucha, in pascuis Dashly-Bara, 20 V 1928, V. Dzhebejan (BAK, isotypus — LE).

Affinitas. A, *O. oligophyllum* foliis stria alba, floribus 1—2 (nec 4—20), stylo ovario longiore (nec breviore) differt. A, *O. sibthorpii* (*O. nanum*) bracteis non saccato ventricosis, post anthesin rectis (nec arcuatis), tepalis apice breviter dentatis (nec obtusis) differt. A *O. woronovii* floribus 1—2 (nec 4—12) pedicellis inferioribus superioribus non superantibus, ovario cylindraceo (nec ovali), stylo ovario aequante vel longiore (nec breviore) differt.

Луковица яйцевидная, небольшая, до 2 см в диам. Стрелка 7—11 см выс. Листья в числе 2—3(4), 7—16 см дл., в нижней части суженные, в верхней части широколанцетные, с белой полоской посередине. Цветоножки длиннее цветков, после цветения горизонтально распростертые. Прицветники узколанцетные. Цветки в числе 1—2. Листочки околоцветника продолговатоланцетные, 8—15 см дл., 4 мм шир., по спинке с широкой зеленой полоской, по краю белоузкоокаймленные, на верхушке коротко заостренные. Тычиночные нити ланцетные, равные или длиннее половины околоцветника. Завязь цилиндрическая, 3.5—3.7 мм дл. Столбик 3.8—4 мм дл., равен или длиннее завязи.

Тип: Азербайджан. Нухинский р-н, на пастбище Дашлы-Бара, 20 V 1928, В. Джебеян (BAK, изотип LE).

Родство. От *O. oligophyllum* отличается белой полоской на листьях, 1—2 цветками (а не 4—20), столбиком длиннее завязи (а не короче). От *O. sibthorpii* отличается прицветниками не вздутыми мешковидно, после цветения горизонтально распростертыми (а не дуговидными), листочками околоцветника на верхушке коротко заостренными (а не тупыми). От *O. woronovii* отличается 1—2 цветками (а не 4—8),

цветоносами нижними, не превосходящими верхние, завязью цилиндрической (а не овальной), столбиком, равным или длиннее (а не короче) завязи.

Паратипы (paratypi). Transcaucasica, Azerbajdzhan, prov., distr. Gandzha, ad pedes m-tis Koskar-dagh, 2200 m, 22 V 1928. A. Doluchanov; Azerbajdzhan, prov. Gandzha distr. Kazach, inter p. Kara-Kischich et p. Chatsh-Bulach, 18 V 1928, A. Kolakovsky; Azerbajdzhan, distr. Nucha, in pascuis Dashly-Bara, 20 V 1929, V. Dzebejan.

SUMMARY

The new species *Ornithogalum azerbaidzhanicum* is described from the north-western Azerbaijan.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.341 (470)

© А. И. Максимов, М. Г. Напреенко

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *SPHAGNUM MOLLE* (*SPHAGNACEAE*) В РОССИИ

A. I. MAKSIMOV, M. G. NAPREENKO. ON DISTRIBUTION OF *SPHAGNUM MOLLE* (*SPHAGNACEAE*) IN RUSSIA

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Калининградский государственный университет
Поступила 10.12.1999

Приводятся данные о местонахождениях редкого для России вида *Sphagnum molle* в Карелии и Калининградской обл. Обсуждается его экология.
Ключевые слова: *Sphagnum molle*, распространение, экология, Карелия, Калининградская обл.

Sphagnum molle Sull.[1] — самый редкий сфагновый мох России. Он занесен в «Красную книгу СССР» (1984), в «Красную Книгу Карелии» (1995) и «Red Data Book of East Fennoscandia» (1998).

Вид имеет амфиатлантический ареал. В Северной Америке, согласно H. Crum (1984), *Sphagnum molle* растет вдоль атлантического побережья от восточного Техаса до Флориды и северной Каролины; встречается также в виде отдельных дизъюнкций в Нью-Джерси, Нью-Йорке, восточном Квебеке и Ньюфаундленде. За пределами атлантического побережья он обнаружен только в горах Северной Каролины и на плато Кумберленд в Кентукки и Теннеси. В Южной Америке вид указывается для Бразилии и тихоокеанского побережья Эквадора (Crum, 1984).

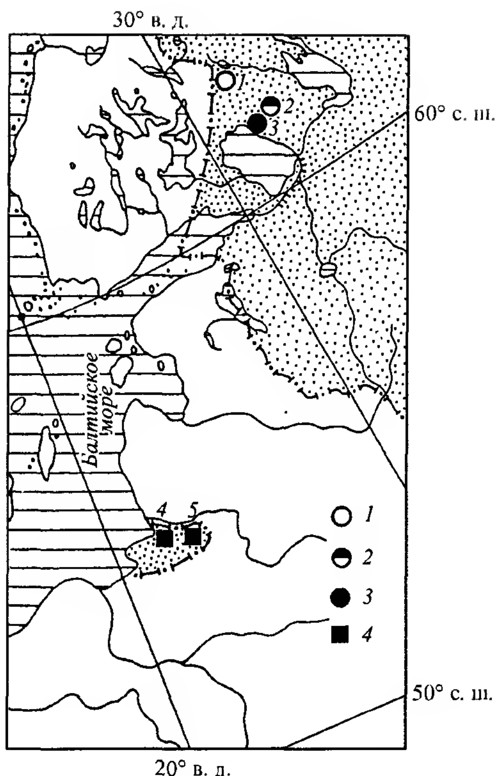
В Скандинавии ареал вида имеет субокеанические черты (Flatberg, Moen, 1972). В Финляндии основная часть находок *Sphagnum molle* приурочена к юго-западной части страны, где выпадает много осадков, что обусловлено своеобразной орографией территории (Heikkilä, Lindholm, 1988).

Кроме того, *Sphagnum molle* встречается в Германии, Дании, Нидерландах, Бельгии, Великобритании, Ирландии, на западном побережье во Франции и на севере Адриатического побережья Италии (Rønning, 1958; Danniels, Eddy, 1985). В Западной Европе вид довольно обычен, хотя в некоторых районах его численность в настоящее время резко сокращается, например в Северной Германии (Dierssen, 1996).

В Восточной Европе единичные находки *S. molle* указываются для Польши (Szafran, 1957; Ochyra, 1992), Белоруссии (Пидопличко, 1961, 1972; Рыковский, 1977), Украины (Зеров, 1964; Партыка, 1969), а также для стран Балтии: Латвии (Аболинь, 1968), Литвы (Красная..., 1984; Lietuvos..., 1992). Таким образом, в большинстве регионов Восточной Европы данный вид является редким и включен в список редких мохообразных Балтийского и Северного регионов (Red..., 1995).

Сведений о произрастании *S. molle* на территории России до конца 1980-х гг. не было. Лишь в 1988 г. появилось указание (Heikkilä, Lindholm, 1988) о единственной

[1] Номенклатура сфагновых мхов приводится по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992).



Распространение *Sphagnum molle* в России.

1—3 — находки вида в Карелии: *1* — окр. Куолисмаа (сборы 1992), *2* — оз. Хиисъярви (1939, 1998), *3* — оз. Сяксъярви (1998); *4—5* — местонахождение вида в Калининградской обл. (1997, 1998): *4* — болото «Большое Моховое», *5* — болото «Пограничное».

находке этого вида на территории Карелии, сделанной в 1939 г. Позднее в литературе сообщалось о сборах *S. molle* в ряде мест Карелии (Maksimov, 1995) и Калининградской обл. (Напреенко, Разгуляева, 1999).

Впервые о произрастании *S. molle* в Ладожской Карелии (*Kl*) сообщается в работе P. Isoviita (1970), без указания места и времени сбора. Значительно позднее в обобщающей работе по распространению и экологии *S. molle* в Восточной Фенноскандии сообщается о находке этого вида на территории Карелии в 1939 г. на берегу оз. Хиисъярви известным финским бриологом R. Tuomikoski (см. рисунок) (Heikkilä, Lindholm, 1988).

В 1992 г. *S. molle* был найден нами намного севернее оз. Хиисъярви в биогеографической провинции Karelia borealis (*Kb*) в окр. Куолисма (Койтайоки) (Maksimov, 1995). Находка *S. molle* на территории планируемого национального парка «Койтайоки» до последнего времени была единственным местом произрастания вида в Карелии, а также и в России. Она подтверждена современными сборами (15 VIII 1992, А. Максимов: гербарий Института биологии Карельского НЦ РАН). В июле 1998 г. нам удалось подтвердить произрастание *S. molle* по берегу оз. Хиисъярви после R. Tuomikoski (10 VII 1998, А. Максимов: гербарий Института биологии Карельского НЦ РАН). Куртинки сфагнового мха встречались среди зарослей *Molinia caerulea* (L.) Moench[2] на пологом песчаном берегу немного выше уровня воды в озере или под водой. В этот период наблюдался значительный подъем уровня воды в озере,

[2] Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С. К. Черепанова (1995).

обусловленный обильными ливневыми дождями. Следовательно, *S. molle* сохранил свои позиции в данном регионе в течение последних 60 лет, несмотря на то что здесь проводились сплошные рубки лесов и осушение болот. В том же году нами был собран *S. molle* в новой точке — примерно на 20 км юго-западнее оз. Хиисъярви (6 VII 1998, А. Максимов; 6 VII 1998, О. Л. Кузнецов: гербарий Института биологии Карельского НЦ РАН). Отдельные коврики *Sphagnum molle* встречались на песчаном берегу оз. Сяксъярви в зарослях *Molinia caerulea* в прибойной зоне. Рядом с ним отмечены обширные куртинки *Sphagnum papillosum* Lindb. и *S. compactum* DC. in Lam. et DC. Обнаружен здесь и редкий для Карелии *Sphagnum subnitens* Russ. et Warnst. ex Warnst.

Таким образом, на территории Карелии в настоящее время известно 3 местонахождения очень редкого вида *Sphagnum molle* (см. рисунок). В пределах основного ареала в мире вид произрастает на болотах, в Карелии он отмечен на песчаных побережьях озер, где обычно наблюдаются повышенная влажность воздуха и резко переменный режим увлажнения, связанный с песчаным грунтом. Вероятно, в таких местообитаниях снижена конкуренция со стороны других видов сфагновых мхов, таких как *Sphagnum papillosum* и *S. compactum*. Следует также отметить, что места произрастания вида в Карелии находятся вблизи территории с самым большим количеством выпадающих осадков — 650 мм в год (Атлас..., 1989). Произрастание *Sphagnum molle* в Карелии в условиях повышенной влажности и при снижении конкуренции со стороны других видов согласуется с данными R. Heikkilä, T. Lindholm (1988).

В 1997—1998 гг. *Sphagnum molle* впервые был собран в Калининградской обл. на болотах «Большое Моховое» и «Пограничное» (16 VIII 1997, М. Напреенко и 18 VIII 1998, Л. Разгуляева: гербарий Калининградского госуниверситета). Ранее на этой территории вид не отмечался (Klinggraeff, 1893; Gross, 1912; Wangerin, 1918; Gams, Ruoff, 1929).

Болото «Пограничное» расположено на северо-востоке области и в настоящее время сильно подсушено. Глубина залегания грунтовых вод на большей части болота составляет более 20 см. Растительность его представлена главным образом сосняками багульниково-сфагновыми и вересково-сфагновыми с березой. Открытые пространства очень небольшие (1—3 га) и заняты сухими верещатниками, на которых обильна березовая поросль. *Sphagnum molle* на болоте «Пограничном» является одним из доминантов мохового покрова вместе с *S. magellanicum*, *S. rubellum*, *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr.; он обилен на всей его территории, встречаясь как на кочках, так и в межкочиях и образуя местами довольно значительные по величине ковры. Проективное покрытие *Sphagnum molle* составляло в среднем 20—30 %.

Болото «Большое Моховое», состоящее из 2 массивов, расположено на северо-западе Калининградской обл., в нескольких километрах от Куршского залива. Северный болотный массив занят типичными для верховых болот сообществами мочажинных, грядово-мочажинных и озерковых комплексов, южный массив частично подсушен (местами значительно). На подобных участках развиты верещатники с рассеянным березовым древостоем. В 1998 г. на одном из них был найден *Sphagnum molle*, произраставший в основании вересковых кочек в виде вкраплений в дернины других видов сфагновых мхов: *S. magellanicum* Brid., *S. rubellum* Wils., *S. papillosum*. Уровень грунтовых вод на данном участке был на 10 см ниже поверхности, а проективное покрытие *Sphagnum molle* составляло около 5 %. Как видно, обилие вида на «Большом Моховом» болоте незначительное по сравнению с гораздо более сухим болотом «Пограничным».

Таким образом, в Калининградской обл., как и в Карелии, *Sphagnum molle*, находясь на границе своего основного ареала, предпочитает места, где снижена конкуренция других видов сфагновых мхов, в первую очередь *S. magellanicum* и *S. rubellum* — основных эдификаторов фитоценозов верховых болот региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболинь А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, 1968. 330 с.

Атлас Карельской АССР. М., 1989. 40 с.

Зеров Д. К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ, 1964. 355 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Бриол. журн. Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 1. 392 с.

Напреенко М. Г., Разгуляева Л. В. Сфагновые мхи Калининградской области // Бриол. журн. Arctoa. 1999. Т. 8. С. 27—34.

Партыка Л. Я. До бріофлори Поліского заповедника // Укр. бот. журн. 1969. Вып. 1. С. 107—109.

Пидопличко А. П. Торфяные месторождения Белоруссии. Минск, 1961. 192 с.

Пидопличко А. П. Особенности распространения некоторых флористических элементов на болотах Белорусской ССР // Ботаника. Исследования. 1972. Вып. 14. С. 218—220.

Рыковский Г. Ф. Нахождение редкого *Sphagnum molle* Sull. в северной части Белоруссии // Ботаника. Минск, 1977. Вып. 19. С. 152—154.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Crum H. A. Sphagnopsida, Sphagnaceae. North American Flora. New York, 1984. Ser. II. Pt. 11. P. 1—180.

Danniels R. E., Eddy A. Handbook of European Sphagna. Huntigton, 1985. P. 1—262.

Dierssen K. Bestimmungsschluessel der Torfmoose in Norddeutschland. Kiel, 1996. 86 S.

Flatberg K. L., Moen A. Sphagnum angermanicum og *S. molle* i Norge. Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab. 1972. Skrifter 3. P. 1—15.

Gams H., Ruoff S. Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches // Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 1929. B. 66. (H. 1). S. 1—193.

Gross H. Ostpreubens Moore mit besonderer Berucksichtigung ihrer Vegetation // Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 1912. B. 53. S. 183—268.

Heikkilä R., Lindholm T. Distribution and ecology of *Sphagnum molle* in eastern Fennoscandia // Ann. Bot. Fennici. 1988. Vol. 25. N 1. P. 11—19.

Isoviita P. Studies on *Sphagnum* L. II. Synopsis of the distribution in Finland and adjacent parts of Norway and the USSR // Ann. Bot. Fennici. 1970. Vol. 7. N 2. P. 157—162.

Klinggraeff H. V. Leber-, und Laubmoose West-, und Ostpreussens. Danzing, 1893. 317 S.

Lietuvos raudonoji knyga. Vilnius, 1992. 417 p.

Maksimov A. New data on the distribution of *Sphagnum molle* in Karelia (Russia) // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1995. Vol. 71. N 1—2. P. 1—2.

Ochyra R. Czerwona lista mchów zagrożonych w Polsce. Zarczycki et al. (eds) Lista roślin zagrożonych w Polsce. Kraków, 1992. S. 79—85.

Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Red List of *Bryophytes* in the Baltic and Nordic region (working paper). Upsala, 1995. 16 p.

Rønning O. I. Studies in *Sphagnum molle* Sull. and related forms. Acta Borealia. A. Scientia. 1958. Vol. 14. P. 1—21.

Szafran B. Flora Polska. Mchy. Warszawa, 1957. T. 1. 448 S.

Wangerin W. Untersuchungen der Vegetationsverhaltnisse des Groben Moosbruchs // Schriften der phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 1918. B. 59. S. 65—87.

SUMMARY

Isolated localities of *Sphagnum molle* are recorded in Karelia and Kaliningrad region. The species ecology is discussed.

УДК 58.19 (571.65) : 582.394 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© Т. Г. Сапожникова

О НАХОДКЕ *POLYSTICHUM KRUCKEBERGII* (*DRYOPTERIDACEAE*) НА АЛЯСКЕ

T. G. SAPOZHNIKOVA. THE RECORD OF *POLYSTICHUM KRUCKEBERGII* (*DRYOPTERIDACEAE*) IN ALASKA

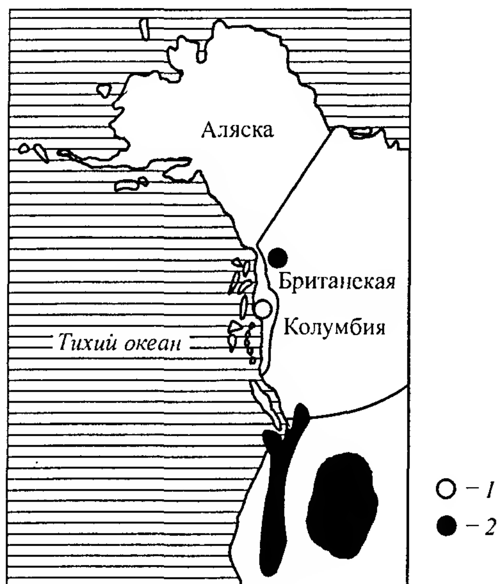
Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
Хабаровск
Поступила 29.04.1999

Приведены сведения о первой находке *Polystichum kruckebergii* на Аляске. Дан краткий обзор его распространения на тихоокеанском северо-западе Америки.

В августе 1997 г. во время работы автора в составе полевого отряда лесной службы США был собран впервые на Аляске папоротник *Polystichum kruckebergii* W. H. Wagner (Hulten, 1968).

Спороносящие особи располагались на плоской скалистой вершине горы Redtop в гольцовом поясе растительности, на высоте 675 м над ур. м. Глубокая трещина, в которой обнаружены растения, была заполнена дресвой и ультраморфическим субстратом. Вблизи места обитания отмечены *Saxifraga ferruginea* Grah., *Cassiope stelleriana* (Pall.) DC. На время исследований популяция находилась вне зоны антропогенных воздействий. Гора расположена к югу от Union Bay на п-ове Cliveland (юго-восток Аляски) (см. рисунок) и окружена лесом из *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., *T. mertensiana* (Bong.) Sarg., *Chamaecyparis nootkatensis* (Lamb.) Spach., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. с *Gaultheria shalon* Pursh и *Oplopanax horridum* (Smith) Miq. в подлеске.

Общий ареал *P. kruckebergii* дизъюнктивный (Taylor, 1970). Ближайшее местонахождение этого вида расположено на материковой части провинции Британская Колумбия в Канаде. Папоротник спорадически встречается на Олимпийском хр.



Распространение *Polystichum kruckebergii* на тихоокеанском северо-западе.
1 — новое местонахождение, *2* — общий ареал.

(штат Вашингтон), а также на скалах субальпийского пояса, на высотах 1500—3200 м в штатах Орегон, Калифорния, Айдахо, Монтана, Невада, Юта (Hitchkock, Cronquist, 1973; Wagner, 1993). Всюду считается редким. Сведения о распространении, по-видимому, не полны из-за трудной определяемости вида, а также особенностей распространения. В то же время не исключено, что при продолжении исследований будут выявлены новые точки обитания на материковой части Аляски.

W. H. Wagner (1973) рассматривает данный вид как тетраплоидный гибрид, происходящий от гибридизации *P. lonchitis* (L.) Roth и *P. lemmonii* L. Underwood. Для подтверждения данной гипотезы, как отмечает D. H. Wagner (1993), необходимы дополнительные сведения.

Собранный образец передан в гербарий Университета штата Вашингтон.

Благодарности

Выражаю признательность М. К. Стэнсволд (Служба лесов США, Аляска) за помощь при определении образца.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Hitchkock L., Cronquist A. Flora of the Pacific North West. University of Washington Press. 1973. 730 p.

Taylor T. M. C. Pacific Northwest ferns and their allies. Toronto, 1970. 192 p.

Wagner W. H. Jr. Reticulation of holly ferns (*Polystichum*) in the western United States and adjacent Canada // Amer. Fern J. 1973. Vol. 63. P. 99—115.

Wagner D. H. Polystichum Roth // Flora of North America north of Mexico. N.Y.; Oxford, 1993. Vol. 2. P. 290—299.

Hulten E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford University Press. Stanford, 1968. 1008 p.

SUMMARY

The record of *Polystichum kruckebergii*, a new fern for the flora of Alaska, is registered. It occurs in the mountain habitat on the shore of Cliveland Peninsula. An outline of the species' distribution in the Pacific North-West is given.

УДК 581.9(470.21) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© В. А. Костина

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. A. KOSTINA. ADDITIONAL DATA TO THE FLORA OF MURMANSK REGION

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
Кировск, Мурманская обл.

Поступила 04.05.2000

Представлены сведения о некоторых сосудистых растениях, не учтенных в работе М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982), а также список видов, обнаруженных в Мурманской обл. в 1976—1999 гг. (включая находки автора).

Ключевые слова: флора, Мурманская область.

За последние годы на Кольском Севере выявлены интересные растения, главным образом адвентивные, не отмеченные прежде для региона, обнаружены новые местонахождения некоторых редких видов (Соколов, 1992, 1994, 1998, 1999; Нотов,

Соколов, 1994; Ulvinen, 1996; Alm et al., 1997; Костина, 1998; Агафонова и др., 1999; Бялт, 1999, и др.).

Основным источником сведений по флоре Кольского Севера признан «Определитель высших растений Мурманской области и Карелии» М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982). К сожалению, рукопись «Определителя» была подготовлена задолго до его выхода из печати, поэтому в книге оказались не учтенными дополнения к флоре области Т. В. Егоровой (1976), Ю. Д. Гусева (1980), З. Х. Аблаевой (1981), Е. В. Шляковой (1982), а также некоторые данные предшествующих публикаций по флоре региона (Шлякова, 1958; Некрасова, 1960; Орлова, 1966; Пояркова, 1966; Гусев, 1971, 1973; Цвелёв, 1974).

М. Л. Раменской (1983) удалось существенно исправить это положение в работе, где во флористических списках Кольского Севера уже значатся *Briza media* L., *Bromus japonicus* Thunb., *Juncus effusus* L., *J. conglomeratus* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Alchemilla sarmatica* Juz., *Aegopodium podagraria* L. Однако бóльшая часть дополнений и уточнений не нашла отражения и в этом труде.

По данным, опубликованным с 1976 по 1992 г., в список флоры Мурманской обл. должны быть включены следующие виды: *Scirpus sylvaticus* L.,[1] *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *Aconogonon weyrichii* (Fr. Schmidt) Hara, *Cerastium glomeratum* Thuill., *Papaver nudicaule* L., *Alchemilla glaucescens* Wallr., *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Heracleum sosnovskyi* Manden., *Convolvulus arvensis* L., *Solanum dulcamara* L., *Mimulus guttatus* DC., *Veronica anagallis-aquatica* L., *Helianthus annuus* L., *Crepis sibirica* L. (Егорова, 1976; Гусев, 1980; Аблаева, 1981; Костина, 1988, 1989; Андреев, 1989; Андреев, Зуева, 1990; Белкина и др., 1991).

В последнее время сведения о флористических новинках появляются в «Ботаническом журнале» (Нотов, Соколов, 1994; Костина, 1998; Бялт, 1999) и в «Бюллетене МОИП» (Соколов, 1994, 1999; Агафонова и др., 1999). Мало известны работы Е. Г. Воробьевой (1996), T. Ulvinen (1996), T. Alm et al. (1997), в которых сообщается о находках в регионе *Carex atherodes* Spreng., *Thlaspi alpestre* L., *Alchemilla hirsuticaulis* Lindb. fil., *A. glabra* Neyg., *Pedicularis compacta* Steph. Ссылка в «Red Data Book of East Fennoscandia» (1998) на произрастание в окр. г. Апатиты *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. дана на основании хранящихся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада (KPABG) сборов В. Э. Скворцова (16.07.1996) и И. В. Блиновой (23.07.1996).

Ниже изложены результаты флористического обследования различных районов Мурманской обл., проводимого автором статьи в течение ряда лет. Выявлены новые для региона заносные и дичающие культурные растения, уточнено распространение в пределах области некоторых редких и малоизвестных видов. В списке звездочкой обозначены новинки флоры.

Festuca arundinacea Schreb. Впервые отмечен в окр. с. Ковда (Соколов, 1992). Нами собран на железнодорожной насыпи на ст. Апатиты (11.08.1997) и на обочине автодороги в пос. Алакуртти (17.07.1999).

Juncus effusus L. Редкое заносное растение (Аблаева, 1981; Раменская, 1983). Зарегистрировано на территории Полярно-альпийского ботанического сада (ПАБС) в заросших злаками колеях (05.08.1997).

**Chenopodium glaucum* L. Собран на обочине грунтовой дороги в 50 м от подъездных путей к складам торговых организаций на ст. Апатиты (10.08.1999).

Stellaria hebecalyx Fenzl. Согласно имевшимся ранее данным (Раменская, 1983), это — редкое в регионе аборигенное растение. В последнее время обнаружено довольно много новых местонахождений: северная окраина г. Апатиты (23.07.1996, В. Скворцов), пос. Вуориярви (Ulvinen, 1996), бассейн р. Паз (Костина, 1998). Нами

[1] Названия растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) и расположены согласно системе Энглера.

также вид собран на берегу оз. Большой Вудъявр в г. Кировске (04.08.1997), на кордоне Островское Лапландского заповедника (29.07.1998), в пос. Алакуртти (17.07.1999), на ст. Апатиты (02.08.1999), в с. Кузомень (19.08.1999). По нашим наблюдениям, в западных районах области *S. hebecalyx* присущи черты апофита, ибо растение зафиксировано в антропогенных местообитаниях (обочины дорог, берега ручьев близ разрушенных домов, заросли на руинах и т. д.).

**Silene dichotoma* Ehrh. Несколько экземпляров произрастали на заброшенном огороде в окр. ст. Апатиты (13.08.1999).

**Dianthus barbatus* L. Декоративное растение, изредка выращиваемое в цветниках. В одичавшем состоянии отмечено на заброшенных клумбах на Чунозерской усадьбе Лапландского заповедника (26.07.1998) и в с. Кузомень (26.08.1999).

**Saponaria officinalis* L. На откосе ж.-д. насыпи в 1 км южнее здания вокзала на ст. Апатиты (02.08.1999). Вероятно, эта популяция представляет собой реликт культурной посадки вдоль тропы, ведущей к разрушенной ныне постройке на тупиковом участке путей. Можно предположить, что растение было высажено после 1970 г., когда флора окр. ст. Апатиты основательно была обследована Ю. Д. Гусевым.

Thalictrum lucidum L. Впервые растение было собрано в окр. заповедника «Пасвик» (Костина, 1998). Второе местонахождение — территория ПАБС, участок складирования земляных смесей (10.07.1997). Ежегодно цветет, но семена завязываются плохо.

Papaver somniferum L. В области регистрировался неоднократно (Некрасова, 1960; Бялт, 1999). В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) хранится вегетативный образец, собранный 26.07.1968 Ю. Д. Гусевым в гор. Мурманске. Нами отмечено несколько растений на участке протяженностью около 2 км вдоль путей на ст. Апатиты (13.08.1999).

Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit. До настоящего времени этот вид в регионе был известен только из Ловозерских гор (Раменская, 1983; Белкина и др., 1991). В 1998 г. встречен в Хибинском горном массиве (09.08.1998) в долине нижнего левого притока р. Майвальтайок как по берегам ручья, так и на моховых подушках по уступам сырых скал на правом берегу.

Grossularia reclinata (L.) Mill. Известен как заносный вид из окр. ст. Ковда (Соколов, 1994). Нами собран на полотне ж.-д. на ст. Апатиты (11.08.1997). К сожалению, данное местообитание уничтожено в 1998 г. при реконструкции путей.

Fragaria moschata (Duch.) Weston. Была одна находка в пос. Дальние Зеленцы (Соколов, 1994). Нами обнаружен на полотне ж.-д. на ст. Апатиты (10.08.1999).

Potentilla anserina L. Рудеральный вид, встречающийся на морских побережьях (Раменская, 1983). Явно адвентивный характер присущ находкам 1999 г.: склон небольшого котлована в пос. Кайралы (14.07.1999) и сквер на ст. Апатиты (02.08.1999).

**Potentilla supina* L. На полотне ж.-д. на ст. Апатиты (02.08.1999).

Alchemilla hirsuticaulis Lindb. fil. Первая находка сделана на территории заповедника «Пасвик» (Костина, 1998). У подножия южного склона г. Войтитундра 20.07.1999 зарегистрирована немногочисленная популяция вида.

**Vicia faba* L. Собран в цветущем состоянии на кучках земли у тепличного комплекса ПАБС (01.09.1997).

**Geranium divaricatum* Ehrh. 2 цветущих экземпляра отмечены в с. Варзуга (25.08.1999).

**Primula elatior* (L.) Hill. Это декоративное растение широко используется в озеленении (Андреев, Зуева, 1990). Найдено у подножия южного склона г. Войтитунд-

ра в сыром разнотравно-зеленомошном березняке, возобновившемся на вырубке (20.07.1999).

Convolvulus arvensis L. Был известен только с Чунозерской усадьбы Лапландского заповедника (Аблаева, 1981). Обнаружен в с. Варзуга (25.08.1999).

Echium vulgare L. Редкое в регионе заносное растение (Раменская, 1983). Не регистрировалось в течение почти 50 лет. Летом 1999 г. собрано на обочине дороги в пос. Алакуртти (21.07.1999).

**Ajuga reptans* L. Небольшая популяция вегетирующих растений отмечена в ложбине искусственного происхождения в нижней части южного склона г. Войтитундра (20.07.1999).

**Lamium album* L. На окраине ст. Апатиты (02.08.1999); среди сорняков в с. Кузомень (22.08.1999).

**Veronica persica* Poir. Сорняк. На территории ПАБС (30.06.1998, 05.08.1998).

Galium spurium L. Редкое заносное растение. Было известно лишь из Лапландского заповедника (Некрасова, 1960). Нами собрано на ст. Апатиты (02.08.1999).

Gnaphalium uliginosum L. Все имевшиеся прежде сборы этого вида из Мурманской обл. определены Н. Н. Цвелевым (1979, 1994а, б) как *G. pilulare* Wahlenb. У растений, собранных нами на ст. Апатиты (13.08.1999), завязи голые, что является основным признаком *G. uliginosum*.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Впервые зарегистрирован на ст. Ковда (Нотов, Соколов, 1994). Нами собран на ст. Апатиты (02.08.1999).

Ambrosia artemisiifolia L. Карантинный сорняк, встречающийся иногда вдоль ж.-д. путей (Нотов, Соколов, 1994). Собран на ст. Апатиты в вегетативном состоянии (02.08.1999).

**Artemisia dracunculus* L. Найден у ст. Апатиты (02.08.1999).

**Senecio dubitabilis* C. Jeffrey et Y. L. Chen. Впервые обнаружен нами на ст. Апатиты 05.08.1996. Кроме того, успешно произрастает на ж.-д. путях ст. Алакуртти (зафиксирован в 1998 и 1999 гг.), а также на всех станциях от ст. Апатиты до ст. Кандалакша.

**Cirsium oleraceum* (L.) Scop. Одиночная особь найдена на территории тепличного комплекса ПАБС (01.08.1997).

**Centaurea pseudophrygia* C. A. Mey. На откосе ж.-д. насыпи на ст. Апатиты (01.09.1999).

Собранные образцы хранятся в гербарии ПАБС (KPABG), дубликаты новых для области видов переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаева З. Х. Дополнительный конспект видов флоры Лапландского заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М., 1981. С. 5—19.

Агафонова Л. А., Высоцкая О. К., Ковальский С. В. Новые и редкие виды флоры Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 42.

Андреев Г. Н. Интродукция растений в условиях интенсивного освоения северных территорий // Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского п-ова. Тез. докл. Всесоюз. конф. (30 ноября—2 декабря 1989 г.). Апатиты, 1989. С. 79—80.

Андреев Г. Н., Зуева Г. А. Натурализация интродуцированных растений на Кольском Севере. Апатиты, 1990. 124 с.

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). СПб., 1991. 206 с.

Бялт В. В. Редкие и новые заносные растения для Мурманской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 140—142.

Воробьева Е. Г. Флора островов в вершине Кандалакшского залива // Флора и растительность островов Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996. С. 57—89.

Гусев Ю. Д. Расселение растений по железным дорогам северо-запада европейской России // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 347—360.

Гусев Ю. Д. Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей европейской России // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 904—909.

Гусев Ю. Д. Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 249—255.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 83—219.

Костина В. А. Флора Полярно-альпийского ботанического сада // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 67.

Костина В. А. Дополнения к адвентивной флоре Мурманской области // Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского полуострова. Тез. докл. Всесоюз. конф. (30 ноября—2 декабря 1989 г.). Апатиты, 1989. С. 97.

Костина В. А. Дополнение к флоре сосудистых растений государственного заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 127—132.

Некрасова Т. П. Видовой состав флоры цветковых и высших споровых Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1960. Вып. 4. С. 127—188.

Нотов А. А., Соколов Д. Д. Новые и редкие виды флоры Мурманской области и Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 92—94.

Орлова Н. И. Род Ромашка — *Matricaria* L. // Флора Мурманской области. М.; Л., 1966. Вып. 5. С. 216—217.

Пояркова А. И. Необходимые дополнения и исправления к 2—4 выпускам «Флоры Мурманской области» // Флора Мурманской обл. М.; Л., 1966. Вып. 5. С. 529—534.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Соколов Д. Д. Флора окрестностей села Ковда на Белом море. М., 1992. 50 с.

Соколов Д. Д. Новые и редкие виды для флоры Мурманской области и Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 96—100.

Соколов Д. Д. Флористические находки на Карельском берегу Белого моря (prov. Murmansk, republic of Karelia) // Бюл. МОИП. Отд. биол.1998. Т. 103. Вып. 2. С. 68—69.

Соколов Д. Д. Флористические находки на юге Мурманской области и в Северной Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 42—43.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Poaceae* Barnh. — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелёв Н. Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 201—207.

Цвелёв Н. Н. Род Сушеница — *Filaginella* Opiz // Флора европейской части СССР. СПб., 1994а. Т. 7. С. 100—102.

Цвелёв Н. Н. Дополнение // Флора европейской части СССР. СПб., 1994б. Т. 7. С. 292—295.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлякова Е . В. Видовой состав полевых сорняков Мурманской области // Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР. 1958. № 4. С. 131—137.

Шлякова Е. В. Каталог сорных растений Мурманской области. Апатиты, 1982. 66 с.

Alm T., Alsos I. G., Kostina V. A., Often A., Piirainen M. Cultural landscapes of some former Finnish farm sites in the Paaz / Pasvik / Paatsjoki area of Pechenga, Russia // Tromura, naturvitenskap. Tromsø museums rapportserie. 1997. N 82. 48 p.

Red Data Book of East Fennoscandia / Ed. by Kotiranta H., Uotila P., Sulkava S., Peltonen S.-L. Helsinki, 1998. 350 p.

Ulvinen T. Vascular plants of the former Kutsa Nature Reserve // Oulanka Reports (University of Oulu). 1996. Vol. 16. P. 39—52.

SUMMARY

The information on some vascular plants that were not accounted by M. L. Ramenskaya and V. N. Andreeva (1982) is presented. The list of species found in Murmansk region in 1976—1999 (including the author's findings) is given.

УДК 581.9(470.65) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© А. Л. Комжа, К. П. Попов, В. А. Ефимова, И. В. Бируля

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СЕВЕРНОЙ ОСЕТИИ

A. L. KOMZHA, K. P. POPOV, V. A. EFIMOVA, I. V. BIRULYA. FLORISTIC FINDINGS IN NORTH OSSETIA

Северо-Осетинский государственный природный заповедник
Алагир
Северо-Осетинский государственный университет
Владикавказ
Поступила 17.01.2001

Приведены сведения о находках 12 видов покрытосеменных в Северной Осетии. Некоторые из них являются новыми для флоры Центрального и Восточного Кавказа. Ряд находок сделан на центральной усадьбе Северо-Осетинского заповедника, в его охранной зоне и на сопредельной территории.
Ключевые слова: Центральный Кавказ, Северная Осетия, адвентивный (вид), редкий (вид), флористические находки.

Исследование флоры Северной Осетии позволило выявить ряд ранее не отмеченных в ней видов. Установлены также новые местонахождения известных в регионе видов, в том числе редких.

Paspalum thunbergii Kunth ex Steud. Впервые для Северного Кавказа вид указан Н. Н. Цвелёвым (1976) по сборам Н. С. Пробатовой из Северной Осетии, сделанным во время работы в составе Кавказской экспедиции Всесоюзного института растениеводства (Пробатова, 1979). Впоследствии эта находка была опубликована: «Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Верхний Сабан, на выгоне, 4 VIII 1975, n° 4101» (Пробатова, 1979). В текст приведенной этикетки вкралась неточность: вместо «Верхний Сабан» следует читать «Верхняя Саниба». Нами был найден вид восточнее с. Верхняя Саниба, на правобережной надпойменной террасе р. Гизельдон у подножия Лесистого хр.: 720 м над ур. м., пл., 12 X 1998, И. Бируля, А. Комжа.

Как показали многолетние наблюдения, *P. thunbergii* распространен в Северной Осетии гораздо шире, чем считалось ранее. Отмечен целый ряд новых местонахождений этого адвентивного вида, что свидетельствует о расширении его ареала: северная окраина г. Владикавказа, Архонский перекресток, в придорожной травянистой растительности среди садовых участков, около 660 м над ур. м., 17 VII 1988, В. Ефимова; в 2 км к северу от г. Алагир, северо-восточные окр. с. Црау, по сорным местам среди участков садоводческого товарищества, около 580 м над ур. м., пл., 25 IX 1991, К. Попов; г. Алагир, центральная усадьба Северо-Осетинского государственного природного заповедника (СОГПЗ), среди рудеральной растительности в разрушенной теплице, 650 м над ур. м., пл., 28 VIII 2000, А. Комжа. Вид довольно обычен на выгонах (разнотравно-злаковых лугах) на предгорной равнине между Алагиром и Владикавказом: южная окраина г. Алагир, окр. центральной усадьбы СОГПЗ, 11 IX 2000, А. Комжа; г. Алагир, вблизи автовокзала, а также к югу и востоку от города, 18 IX 2000, он же; правобережная надпойменная терраса р. Ардон между селениями Бирагзанг и Нижний Бирагзанг, близ фермы, около 640 м над ур. м., 25 IX 2000, он же; окр. сел. Суадаг, Хаталдон, Дзуарикау, Майрамадаг, 9 X 2000, он же. В указанных пунктах *P. thunbergii* обильно плодоносит, обнаруживает устойчивость к интенсивной пастбищной нагрузке. Поскольку вид нередок и на значительных пространствах прочно внедрился в пасторальные ценозы, можно предположить, что он произрастает здесь уже достаточно длительное время. Как правило, вид тяготеет к пологим участкам и избегает крутых склонов.

В сопредельных районах Северного Кавказа *P. thunbergii* пока не найден (Галушко, 1978; Никитин, 1983; Каталог..., 1987; и др.). В Кавказском регионе известен на Черноморском побережье Краснодарского края (Косенко, 1970) и в государствах Закавказья (Гроссгейм, 1939, 1949; Цвелёв, 1976, и др.).

Polygonum orientale L. Приводится впервые для Центрального Кавказа. До недавнего времени вид был известен в северокавказском регионе лишь на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье (Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970). Изредка встречается как сорное растение на приусадебных участках, пустырях, в питомниках и заброшенных цветниках в некоторых населенных пунктах равнинной части Северной Осетии: западная окраина г. Ардон, приусадебный участок, свыше 400 м над ур. м., цв., пл., 18 X 1989, А. Комжа, И. Бируля; г. Владикавказ, левобережье р. Терек, пустырь к югу от Чугунного моста, цв., пл., 13 X 1997, они же; двор заброшенного домовладения около рынка «Привоз», в рудеральном высокотравье, цв., пл., 2 X 1999, они же; восточная окраина г. Владикавказа, Карцинское шоссе, окр. ботанического сада Горского госагроуниверситета (ГТАУ), в питомнике, около 690 м над ур. м., 29 VIII 1994 (цв.), 4 IX 1999 (цв., пл.), А. Комжа.

Во Владикавказе *P. orientale* достоверно известен с 1976 г., когда был найден А. В. Георгиевым (устное сообщение) как сорное растение в заброшенном цветнике на территории завода «Электроцинк».

Cucubalus baccifer L. Приводится впервые для Центрального Кавказа. Редок, характер распространения очаговый. Наиболее высокорасположенное из известных в Северной Осетии местонахождений вида локализовано в левобережье р. Терек, в области Северной юрской депрессии: нижняя часть ущелья Суаргом, левый борт, опушка соснового леса, в зарослях кустарников (*Berberis vulgaris*, *Hippophaë rhamnoides*, *Rosa* spp., *Viburnum lantana*), 1000 м над ур. м., цв., пл., 15 VIII 1969, В. Ефимова. Отмечен также на предгорной равнине: левобережная пойма р. Ардон, около 3 км к северу от г. Алагир, кустарниковые заросли облепихи на песчано-галечниковых отложениях, 540 м над ур. м., пл., 2 XII 1990, К. Попов; левобережье р. Терек к юго-западу от с. Карджин, окр. п. Бекан, в кустарнике, около 350 м над ур. м., цв., 22 VII 1990, он же. Найден в черте г. Владикавказа на левобережных надпойменных террасах р. Терек: южная окраина города, в кустарниковых зарослях в районе верхнего пруда Водной станции, 725 м над ур. м., цв., пл., VIII 1978, В. Ефимова; юго-западная окраина, подножие горы Лысой (Лесистый хр.), в придорожных кустарниковых зарослях, 750 м над ур. м., 13 VII (цв.), 11 X 1994 (пл.), А. Комжа.

Ближайшие известные местонахождения вида на Северном Кавказе расположены в Чечне — в районе Итумкале и в низовьях Сунжи (Галушко, 1978), а также на Ставрополье: «Село Солдатско-Александровское Прасковейского уезда, пойменный лес при р. Куме, 16 VII 1906, И. Новопокровский» (LE).

Clematis vitalba L. На Центральном Кавказе редок. Известные ранее местонахождения вида приурочены к горным районам восточной части республики, новая же находка сделана в центральной ее части, на предгорной равнине: правобережная пойма р. Ардон в 1 км к северо-востоку от г. Алагир, древесно-кустарниковый массив с преобладанием облепихи, 560 м над ур. м., пл., 25 X 1997, К. Попов.

Coluteocarpus vesicaria (L.) Holmboe. Приводится впервые для западной части Центрального Кавказа. На Большом Кавказе редок, известен лишь в немногих пунктах: на Фиште, Оштене, Закинском перевале (Галушко, 1980а) и, без конкретных указаний, в Дагестане (Львов, 1982).

Найден в верховьях р. Харесидон (бассейн р. Урух), на контрфорсной перемычке между Главным и Боковым хребтами, к северу от перевала Штулу: незадерненные сланцевые россыпи, склон юго-восточной экспозиции, 3100—3200 м над ур. м., 9 VIII 2000, К. Попов. Вид тяготеет к положительным формам рельефа — гребням отрогов перемычки. Новая находка вносит существенные коррективы в представления о верхней границе распространения *C. vesicaria*. Он отмечен нами в альпийском поясе, тогда как А. И. Галушко (1980а) приводил его лишь для верхнего пояса. Впрочем, причисление данным автором Закинского («Заккинского») перевала (вос-

точная часть Центрального Кавказа) к верхнему поясу вряд ли уместно, поскольку в действительности он расположен в альпийском поясе (в понимании такового А. И. Галушко).

Capparis herbacea Willd. Приводится впервые для Центрального Кавказа. Единично отмечен в долине р. Ардон: левый борт Садоно-Унальской котловины напротив с. Нижний Унал, склон юго-восточной экспозиции над Военно-Осетинской дорогой, щебнистая россыпь (глинистые сланцы), свыше 900 м над ур. м., цв., пл., 21 VII 1991, Д. Даушев. Растение имело хорошо развитые побеги, покрывавшие площадь более 3 м². Очевидно, занос произошел во второй половине 1980-х годов. На его характер указывает близость местонахождения к Военно-Осетинской дороге, являющейся важным звеном в системе отгонного скотоводства в регионе. По ней традиционно осуществляется массовый прогон скота из Восточного Предкавказья, где вид обычен, на летние горные пастбища бассейна р. Ардон.

Важным фактором успешной адаптации *C. herbacea* в новом географическом регионе, именно в данном пункте бассейна р. Ардон, явились благоприятные для него почвенно-климатические условия Садоно-Унальской котловины — одного из наиболее засушливых районов Центрального Кавказа.

Prunus spinosa L. В Северной Осетии вид довольно обычен на предгорных равнинах, но для горной ее части приводится впервые. Находки в среднем горном поясе, в области семиаридных котловин Северной юрской депрессии, существенно дополняют представления о географии и экологии *P. spinosa* в восточной части Центрального Кавказа: бассейн р. Ардон, правый борт ущелья Джимигом к западу от развалин с. Джими (охранная зона СОГПЗ), остепненный луг на склоне юго-западной экспозиции, 1500 м над ур. м., 5 VI 1994, К. Попов; бассейн р. Гизельдон, правый борт Даргавской котловины восточнее с. Даргавс, урочище Джишджиу, на обнажениях сланцев среди горно-степной растительности, склон юго-западной экспозиции, свыше 1650 м над ур. м., 10 VI 1998, он же; бассейн р. Фиагдон, левый борт Верхне-Фиагдонской котловины к северо-востоку от с. Харисджин (федеральный ландшафтный заказник «Цейский»), среди подроста *Ulmus glabra* на опушке березняка, по склону балки, юго-восточная экспозиция, свыше 1400 м над ур. м., пл., 31 VIII 1996, И. Бируля, А. Комжа. Встречается также на левом борту ущелья Цажиуком, в 2 км западнее с. Харисджин (охранная зона СОГПЗ): склон южной экспозиции, около 1600 м над ур. м. (устное сообщение К. Андиева).

В указанных пунктах *P. spinosa* редок и представлен локальными популяциями, приуроченными к хорошо прогреваемым склонам южных экспозиций: в урочище Джишджиу он отмечен на площади 200 м², в ущелье Джимигом — всего лишь на 50 м².

Характер высотно-поясного распространения терна в западной части Центрального Кавказа тот же, что и в восточной его части. Согласно А. И. Галушко (1969), вид встречается там в предгорьях, реже в среднем поясе, до 1500 м над ур. м. Однако эти сведения не нашли отражения во «Флоре Северного Кавказа» (Галушко, 1980а), где *P. spinosa* указан лишь до нижнего пояса. Впоследствии данные о произрастании вида в среднем поясе западной части Центрального Кавказа подтверждены Н. Н. Портениером (1992), который приводит его для бассейна р. Черек Безенгийский в области Северной юрской депрессии, от 1200 до 1600 м над ур. м.

Chrozophora hierosolymitana Spreng. Приводится впервые для Центрального Кавказа. Найден в равнинной части Северной Осетии: левобережная терраса р. Терек западнее п. Бекан, сорное в агроценозах, 350 м над ур. м., 10 VII 1992, К. Попов.

Ближайшее известное местонахождение вида — в современных границах Чечни: хутор Кречетов Наурского района, 10 VII 1978, Швытких (MW). Очевидно, сведения о произрастании *C. tinctoria* (L.) Adr. Juss. в станице Наурской (Галушко, 1980а) также относятся к *C. hierosolymitana*.

Hedera colchica L. На Центральном Кавказе редок. Новая находка сделана в Северной Осетии в верховье р. Сунжа (Восточный Кавказ) близ границы с Ингушетией: Лесистый хребет в окр. с. Комгарон, буково-грабовый лес, свыше 800 м над ур. м., вег., 15 IV 1996, Р. Каунуш и др. Это крайнее восточное из известных в пределах России островных местонахождений вида на Большом Кавказе. От основного ареала *H. colchica* на Западном Кавказе оно удалено более чем на 400 км. Помимо вышеуказанного, в Северной Осетии известны еще 2, географически изолированные, реликтовые микропопуляции вида, локализованные в междуречье Ардона и Цраудона южнее г. Алагир (Каунуш, Попов, 1989). Наряду с *H. colchica* в этих уникальных рефугиумах присутствуют и другие элементы колхидской флоры, что дает нам основание для включения их в список ботанических памятников природы Северной Осетии.

Cynanchum acutum L. В северокавказском регионе произрастает рассеянно в Предкавказье и в аридных среднегорьях (Галушко, 1980а). Сорное. Находки сделаны на правобережье р. Терек в окр. с. Сухотское и г. Моздок, 140—180 м над ур. м., 1987 г., А. Георгиев. Отмечен также на сопредельной территории Кабардино-Балкарии между селами Дейское и Нижний Курп, у дорог и оросительных систем, 260—370 м над ур. м., цв., 27 VII 1994, К. Попов.

Solanum cornutum L. (=*S. rostratum* Dun.) Согласно данным государственной инспекции по карантину растений и республиканской станции защиты растений, на территории Северной Осетии вид был впервые выявлен в 1960 г. как сорное в посевах сельскохозяйственных культур на предгорной равнине, в Кировском р-не. Однако эта информация не нашла отражения в ботанической литературе, в том числе во «Флоре Северного Кавказа» (Галушко, 1980б): в ней *S. cornutum* для Центрального Кавказа не приводится.

В дальнейшем его распространения на юг, вверх по высотному профилю северного макросклона Центрального Кавказа, не отмечалось. Лишь в конце 1980-х годов нами были сделаны единичные находки вида у подножия горы Дурафтуан (Лесистый хр.), вблизи центральной усадьбы СОГПЗ: левобережье р. Ардон, южная окраина г. Алагир, эродированный участок среди рудеральной растительности, на выгоне близ Военно-Осетинской дороги, около 650 м над ур. м., цв., пл., 27 IX 1989, Л. Гусева, А. Комжа. Занос, по-видимому, произошел при посредстве автотранспорта или при перегоне скота на горные пастбища с равнин, где *S. cornutum* уже давно является карантинным сорняком (Никитин, 1983). В последующие годы в указанном пункте не отмечен.

Silphium perfoliatum L. В качестве одичавшего приводится впервые для Центрального Кавказа. В 1970 г. был интродуцирован А. Х. Тускаевым в ботанический сад ГГАУ из ботанического сада Пятигорского фарминститута, культивировался до 1975 г., впоследствии известен лишь одичалым. В 1992 г. интродуцирован Б. Г. Цугкиевым в коллекционный питомник НИИ биотехнологии ГГАУ, граничащий с ботаническим садом (семена получены из Москвы по линии РАСХН). *S. perfoliatum* встречается как сорное в коллекционном питомнике и близ него, на неухоженных газонах, а также на пустыре по южной окраине ботанического сада среди рудерального высокотравья: 4 X 1994 (пл.), 29 IX 1999 (цв., пл.), А. Комжа.

В 1972—1973 гг. *S. perfoliatum* выращивался на нескольких гектарах в качестве нетрадиционной кормовой культуры в колхозе «Коммунист», в равнинной части Алагирского р-на (устное сообщение А. А. Габолаева). Плантация была заложена семенами, полученными из Центрального республиканского ботанического сада АН Украины (г. Киев). В местах культивирования одичал, впоследствии известен лишь как сорное: 1—2 км севернее с. Црау, обычен среди высокотравья на берегах прудов, по окраинам садов и посевов сельскохозяйственных культур, вдоль проселочных дорог, около 550 м над ур. м., пл., 3 X 1990, И. Бируля, А. Комжа; там же, пл.,

16 XI 1999, Ю. Комаров. На левом берегу р. Хайдон, восточнее с. Ногкау, вид натурализовался в составе прибрежной высокотравной растительности: 500 м над ур. м., цв., 30 VII 1992, К. Попов.

Местообитания одичавшего *S. perfoliatum* в Северной Осетии по основным характеристикам схожи с теми, в которых вид произрастает в пределах своего естественного (первичного) ареала в центральной части Северной Америки (Куклина, 1994; Хайбуллин, Мухаметшин, 1994): это поймы рек, участки с повышенной влажностью воздуха и почвы.

Образцы вышеперечисленных видов хранятся в гербариях СОГПЗ и СОГУ. Дублеты переданы в LE.

Благодарности

Авторы признательны Д. В. Гельтману за помощь в идентификации ряда гербарных образцов *Euphorbiaceae*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Института «Открытое общество» Фонда «Содействие» (грант О5А6ОН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора западной части Центрального Кавказа (ЗЦК), ее анализ и перспективы использования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1969. 42 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. В 3 т. Ростов-на-Дону. 1978. Т. 1. 318 с.; 1980а. Т. 2. 350 с.; 1980б. Т. 3. 328 с.

Гроссгейм А. А. О распространении по Кавказу субтропических однодольных пришельцев-сорняков. Баку, 1939. 77 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Каупуш Р. Д., Попов К. П. География родов *Hedera* L. и *Ilex* L. в Северной Осетии // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране: Тез. докл. науч.-практич. конф. Грозный, 1989. С. 46—48.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Куклина А. Г. Интродукция сильфии пронзеннолистной (*Silphium perfoliatum* L.) в Главном ботаническом саду РАН // Бюл. Гл. бот. сада. 1994. Вып. 170. С. 30—33.

Львов П. Л. Новые виды растений Дагестана // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1424—1425.

Никитин В. В. Сорные растения СССР. Л., 1983. 454 с.

Портениер Н. Н. Флора бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 16 с.

Пробатова Н. С. О некоторых злаках Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 35—37.

Хайбуллин Р. И., Мухаметшин М. С. Интродукция нетрадиционных кормовых силосных растений в Башкирии // Роль региональных советов ботанических садов в изучении и рациональном использовании растительных ресурсов: Матер. Междунар. науч. совещ., посвященного 30-летию создания регионального совета ботанических садов Северного Кавказа. Ставрополь, 1994. С. 419—422.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

SUMMARY

Data on 12 species of *Angiospermae* including rare ones are reported. Some of the species are new for the flora of the Central and the Eastern Caucasus.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753(470.54)

© С. В. Баландин

ФОРМА КАДАСТРА ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ[1]

S. V. BALANDIN. FORM FOR A REGISTER OF POPULATIONS OF RARE AND ENDANGERED PLANT SPECIES WITH SPECIAL REFERENCE TO SVERDLOVSK REGION

Институт растений и животных УрО РАН
Екатеринбург
Поступила 17.05.2000

Разработана форма кадастра для популяций редких и исчезающих видов растений для Свердловской обл. Дается характеристика состояния популяций, внесенных в кадастр.
Ключевые слова: кадастр, ценопопуляция, локальная популяция, Свердловская обл.

В настоящее время антропогенные воздействия приобрели значение решающего фактора в формировании и динамике экосистем. Наиболее уязвимыми элементами региональных флор обычно оказываются редкие виды растений (эндемичные, реликтовые, а также некоторые декоративные, лекарственные, пищевые). Для того чтобы своевременно принять меры по спасению редких и исчезающих растений, необходимо знать их распространение в том или ином регионе, состояние популяций, угрозу существованию видов. Для этих целей служит кадастр популяций редких и исчезающих видов растений, где для каждой популяции дается подробная оценка ее состояния, оценивается угроза исчезновения и даются рекомендации по охране, если в этом есть необходимость.

Под кадастром понимается систематизированный свод сведений, составляемых периодически или путем непрерывных наблюдений над соответствующим объектом (Словарь..., 1984).

Материал и методика

Исследования проводились с 1990 по 1996 г. на территории Свердловской обл. Основное внимание уделялось местам концентрации редких и исчезающих видов растений (Горчаковский, Шурова, 1982). Изучались высокогорные, скальные и степные местообитания: высокогорья гор Денежкин, Конжаковский, Косьвинский, Серебрянский Камни; береговые обнажения по рекам Пышма, Реж, Серебрянка; скальные обнажения и останцы в окр. городов Екатеринбург и Полевской; степные

[1] Мониторинг состояния популяций с последующим оформлением «созологического паспорта» состояния популяции и составление кадастра популяций редких растений — совершенно различные процедуры. Кадастр, в отличие от природно-охранной оценки, обязательно должен иметь не только характеристики современного хозяйственного пользования и состояния популяции объекта охраны (видовой) или той или иной охраняемой комбинации фитоценозов, но и, в первую очередь, оценку стоимости земельного выдела, продукции основного хозяйственного использования с выдела и стоимостную оценку охраняемого объекта (что, особенно при отсутствии хорошо разработанных методов оценки, очень нелегко).

и остепненные сообщества в окр. городов Екатеринбург и Красноуфимск, пос. Двуреченск, деревень Черлак и Шипицына.

Основным объектом исследований являлись локальные популяции редких и исчезающих видов растений, поскольку в большинстве случаев растения этой группы представлены изолированными ценопопуляциями или небольшим числом локальных популяций. Ценопопуляция рассматривается как совокупность растений одного вида в пределах определенного фитоценоза (Работнов, 1950; Корчагин, 1964). Совокупность ценопопуляций в однотипных условиях макро- и мезорельефа рассматривается в качестве локальной популяции (Программа..., 1986).

Для изучения популяций использовались общепринятые методические разработки (Работнов, 1950, 1964; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988; Диагнозы..., 1980, 1983а, б; Программа..., 1986). Изучено 70 локальных популяций (состоящих из 88 ценопопуляций) у 38 видов.

Результаты и их обсуждение

К настоящему времени уже составлены кадастры или ставятся вопросы по их составлению для множества объектов природной среды: водный кадастр (Румянцева и др., 1982), земельный (Колотинская, 1978), концентрации элементов в экосистемах (Lieth, Markert, 1988), животного мира (Проблемы..., 1988), типов леса (Дыренков, 1989), заповедников (Сыроечковский, Штильмарк, 1986), исчезающих экосистем (Злотин, Тишков, 1988); кадастр по редким растениям (Немет, 1987; Given, 1981; Powell et al., 1981) и т. д. Наиболее развернутая программа по оценке популяций редких видов растений и составлению по ним кадастра приводится в работах А. Ф. Андрощук (1987) и Л. А. Жуковой с соавт. (1989). При этом необходимо отметить, что цели и задачи регионального кадастра могут несколько отличаться, поэтому формы его могут быть различными.

На основе анализа литературных данных нами разработана форма кадастра популяций редких и исчезающих видов растений, по которой проводится сбор материала на территории Свердловской обл. Форма имеет 19 пунктов (см. ниже). Если локальная популяция состоит из нескольких ценопопуляций, то в пунктах 10—14 параметры приводятся для каждой ценопопуляции и локальной популяции в целом.

1. Вид

Приводится латинское и русское название растения. Латинское название дается по С. К. Черепанову (1995) или более поздним флористическим обработкам.

2. Общее распространение

Описывается ареал вида.

3. Региональное распространение

Указываются местонахождения вида в пределах Свердловской области.

4. Мотивы охраны

Приводятся причины охраны: 1) эндемичный для Урала вид; 2) реликтовый для Урала вид; 3) лекарственное растение; 4) декоративное растение; 5) пищевое растение; 6) исчезает в связи с трансформацией местообитаний. Некоторые подпункты в этом пункте могут сочетаться, то есть вид может быть эндемичным и декоративным одновременно.

5. Природоохранный статус вида

Указывается, включен ли вид в какие-либо «Красные книги», входит ли в обзор редких и исчезающих растений Урала и Приуралья, или у него отсутствует природоохранный статус.

6. Местонахождение локальной популяции

Описывается местонахождение локальной популяции с обязательным указанием лесхоза, лесничества (колхоза, совхоза) и номера квартала.

7. Землепользователь

Отмечается землепользователь: лесхоз или для межхозяйственных лесов — совхоз или колхоз. В редких случаях могут быть другие землепользователи.

8. Природоохранный статус территории

Приводится природоохранный статус территории (заповедник, заказник, памятник природы) или указывается его отсутствие. На территории Свердловской обл. существуют следующие охраняемые природные территории: 1) заповедники; 2) заказники: а) охотничьи, б) флористические (видовые); 3) памятники природы: а) ландшафтные, б) комплексные, в) ботанические, г) ботанико-геоморфологические, д) гидрологические, е) ботанико-гидрологические.

9. Геологическое строение и рельеф

Даются геологическое строение, положение популяции в рельефе, крутизна, экспозиция склонов, в горных условиях — высота над уровнем моря.

10. Почва

Характеризуются почвенные условия местообитания. Название и краткая характеристика почв приводятся по лесоустроительным материалам и литературным данным. Указывается также отсутствие почвенного покрова, если растение произрастает на скалах.

11. Растительное сообщество

Дается название растительного сообщества по доминантному подходу к классификации растительности и его описание.

12. Характер использования, степень антропогенной трансформации растительного сообщества

Описывается характер использования растительного сообщества: проводится ли сенокошение, выпас скота, сбор грибов и ягод, заготовка лекарственных растений, подвергается ли сообщество рекреационному воздействию и т. д. Степень антропогенной трансформации растительного сообщества оценивается по доле участия синантропных видов (Горчаковский, 1984). 1-я стадия деградации характеризуется небольшим числом (1—7) синантропных видов с незначительным обилием (sol.) в составе растительного сообщества. На 2-й стадии число синантропных видов возрастает (7—23), из которых 1 выступает в роли кодоминанта (обилие sp.-cop.$_1$). Для 3-й

стадии характерно снижение числа синантропных видов (7—11), но выход одного из них на позицию доминанта (обилие $cop._2$-$cop._3$).

13. Окружение

Указываются растительные сообщества, окружающие ценоз, в котором находится популяция.

14. Состояние популяции

Характеризуется состояние популяции. Указываются: площадь, занимаемая популяцией; плотность в особях на 1 $м^2$; общая численность; возрастная структура; тип популяции и оценка ее состояния.

15. Угроза существованию популяции

Описываются факторы (природные и антропогенные), представляющие угрозу для существования популяции, или указывается на их отсутствие. Из природных факторов это может быть естественное зарастание луговых или степных сообществ древесной и кустарниковой растительностью в результате прекращения хозяйственной деятельности. Из антропогенных факторов, представляющих угрозу для популяции, могут быть: вырубка лесов, разработка полезных ископаемых, чрезмерная рекреационная нагрузка, перевыпас и т. д.

16. Рекомендуемые меры по охране

Даются рекомендации по охране, если в них есть необходимость. Это могут быть рекомендации запрета какого-либо вида хозяйственной деятельности или ее желательного использования на данной территории. В случае необходимости обосновывается придание определенного природоохранного статуса (памятника природы, заказника, заповедника, национального парка).

17. Литература

Приводится основная литература по экологии, биологии вида и его распространению в данном регионе.

18. Дата описания

19. Составитель

Для территории Свердловской обл. составлен кадастр по предложенной схеме для 38 видов. 12 из них являются эндемичными для Урала, 8 — реликты, 8 — исчезающие в связи с трансформацией местообитаний, 7 — декоративные и 3 — лекарственные. В таблице приведены сведения по изученным популяциям на территории Свердловской области. 2 вида включены в «Красную книгу РСФСР» (1988), 24 — в «Красную книгу Среднего Урала» (1996).

В современных условиях остается все меньше территорий, в той или иной степени не затронутых воздействием человека. В связи с этим необходимо рассмотреть понятия эталонных и контрольных популяций. Как эталонные рассматриваются популяции на естественных или почти естественных (ненарушенных) участках растительности. Контрольные популяции расположены на участках растительности, подвергающихся интенсивным антропогенным воздействиям. Из 88 изученных ценопопуляций 82 отнесены к эталонным, 6 — к контрольным. Для 5 видов дана характеристика как эталонных, так и контрольных ценопопуляций. Состояние

Изученность локальных популяций редких и исчезающих растений на территории Свердловской обл.

Вид	Число популяций
1. **Adonis vernalis* L.	3 (4, к — 1)
2. *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.	1 (1, к — 1)
3. **Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub	1 (2)
4. *Asplenium ruta-muraria* L.	2 (2)
5. **Aster alpinus* L.	3 (3)
6. *Centaurea sibirica* L.	2 (2)
7. **Cerastium igoschiniae* Pobed.	2 (3, к — 1)
8. **Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr.	1 (2)
9. **Cypripedium guttatum* Sw.	1 (1)
10. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.	3 (3)
11. *Dianthus superbus* L.	1 (1)
12. *Dryas octopetala* L. subsp. *subincisa* Jurtz.	1 (1)
13. *D. punctata* Juz.	1 (1)
14. *Echinops ruthenicus* Bieb.	3 (3)
15. *Elytrigia reflexiaristata* (Nevski) Nevski	3 (3)
16. ***Eritrichium uralense* Serg.	1 (1)
17. *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm.	2 (2)
18. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart.	1 (1)
19. **Lagotis uralensis* Schischk.	2 (4)
20. **Linum boreale* Juz.	2 (3)
21. **Lloydia serotina* (L.) Reichenb.	1 (1)
22. *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg.	1 (1)
23. **Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch.	2 (2)
24. **Parietaria micrantha* Ledeb.	2 (2)
25. *Polypodium vulgare* L.	4 (4)
26. **Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.	1 (1)
27. **Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey.	1 (1)
28. **Rhodiola rosea* L.	2 (4)
29. **Saussurea × uralensis* Lipsch.	2 (3, к — 1)
30. **Saxifraga cespitosa* L.	1 (1)
31. **Scorzonera glabra* Rupr.	3 (6, к — 1)
32. **Serratula gmelinii* Tausch	1 (1)
33. *Silene baschkirorum* Janisch.	1 (1)
34. ***Stipa pulcherrima* C. Koch	1 (1)
35. **Thymus paucifolius* Klok.	3 (6, к — 1)
36. **T. talijevii* Klok. et Shost.	3 (3)
37. *Viola biflora* L.	2 (4)
38. *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.	3 (3)

Примечание. * — виды, входящие в «Красную книгу Среднего Урала» (1996); ** — в «Красную книгу РСФСР» (1988) и Среднего Урала; в скобках указано число ценопопуляций, из них к — число контрольных.

изученных как эталонных, так и контрольных ценопопуляций на основе анализа возрастного спектра удовлетворительное, и они могут неопределенно долго существовать при сохранении данных условий окружающей среды.

На основе кадастра популяций редких и исчезающих видов растений возможна в дальнейшем разработка региональной системы мониторинга за их состоянием. Организация подобных исследований в большинстве регионов в настоящее время — назревшая необходимость.

Заключение

Разработана форма кадастра популяций редких и исчезающих видов растений из 19 пунктов для территории Свердловской обл. Исследовано 70 локальных популяций у 38 видов, 24 из которых включены в «Красную книгу Среднего Урала», 2 — в «Красную книгу РСФСР». Информация внесена в кадастр. Из 88 изученных ценопопуляций 82 отнесены к эталонным, 6 — к контрольным. Состояние изученных локальных популяций (на основе анализа возрастных спектров) вполне удовлетворительное, они могут неопределенно долго существовать при сохранении данных условий окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрощук А. Ф. Созологический паспорт по контролю за состоянием природных популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений Украины // Генетические ресурсы растений и животных УССР: изучение, использование, пополнение и сохранение. Матер. сессии науч. совета по биол. проблемам АН УССР и Южного отделения ВАСХНИЛ, Киев, 1985. Киев, 1987. С. 200—206.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1980. Ч. 1. 108 с.; 1983а. Ч. 2. 96 с.; 1983б. Ч. 3. 79 с.

Дыренков С. А. О региональных кадастрах типов леса // Лесоведение. 1989. № 2. С. 3—9.

Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Мичурин В. Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биол. науки. 1989. № 12. С. 65—75.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Злотин Р. И., Тишков А. А. Подходы к созданию кадастра исчезающих экосистем // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1988. № 2. С. 49—55.

Колотинская Е. Н. Охрана природы и земельный кадастр // Науч.-техн. прогресс и правовая охрана природы. Проблемы совершенствования природоохранительного законодательства в условиях науч.-техн. прогресса. М., 1978. С. 70—72.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 39—131.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 279 с.

Немет Ф. О составлении единого реестра охраняемой флоры в странах СЭВ // Экологическая кооперация. 1987. № 3—4. С. 71—72.

Проблемы государственного кадастра животного мира СССР // Сб. науч. тр. ВНИИ охраны природы и заповедного дела. М., 1988. 99 с.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Геоботаника. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 132—208.

Румянцев В. А., Колобаев А. Н., Куренной В. В. О единой системе ведения государственного водного кадастра // Водные ресурсы. 1982. № 1. С. 54—60.

Словарь иностранных слов / 11-е изд., стереотип. М., 1984. 608 с.

Сыроечковский Е. Е., Штильмарк Ф. Р. Понятие о государственном кадастре заповедников СССР и предварительные материалы для его разработки // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М., 1986. С. 47—72.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Given D. R. Threatened plants of New Zealand: Documentation in a series of islands // Biol. Aspects Rare Plant Conserv. Proc. Int. Conf., Cambridge, 1980. Chichester e. a., 1981. P. 67—79.
Lieth H., Markert B. The establishment of element concentration cadasters for ecosystems (ECCE) in the different vegetation zones of the earth // Biol. int. 1988. N 16. P. 7—11.
Powell W. R., Duncan T., Howard A. Q. The California native Plant Society rare plant project // Rare Plant Conserv.: Geogr. Data Organ. Bronx, N.Y., 1981. P. 193—198.

SUMMARY

A form for a register of populations of rare and endangered plant species is given. The special form consisting of 19 items is worked out to characterize the populations. A characteristic of the species composition and populations listed in the register is given.

The register includes 70 local populations of 38 species, composed of 88 coenopopulations. 20 species are endemic to the Urals, 8 species are relict, 8 species are endangered due to transformation of their habitats, 7 species are ornamental, and 3 species are medical. 2 species were included in the Red Data Book of the RSFSR (1988), and 24 species in the Red Data Book of the Middle Urals (1996). 82 of 88 coenopopulations were referred to as standard, and 6 as control ones.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57):58

© С. С. Иконников

КИРИЛЛ ВЛАДИМИРОВИЧ СТАНЮКОВИЧ (1911—1986) (к 90-летию со дня рождения)

S. S. IKONNIKOV. KIRILL VLADIMIROVICH STANUKOVICH (1911—1986) (ON THE OCCASION OF HIS 90TH BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.03.2001

Кирилл Владимирович Станюкович — видный ботаник и географ, знаток горной и высокогорной растительности. Он родился в Петербурге 29 июля 1911 г. в старинной дворянской семье.[1] Его прадед, Михаил Николаевич Станюкович, был адмиралом, а в годы героической обороны Севастополя (1852—1855) — военным губернатором и командиром порта.

В 1929 г. К. В. окончил среднюю школу и 2 года работал на лесопильном заводе, а в 1931 г. поступил на Биологический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ), который закончил в 1936 г.

Летом 1934 г., еще студентом, он участвовал в экспедиции ЛГУ на Центральный Тянь-Шань. Работал там под руководством зоолога проф. Д. Н. Кашкарова, который оказал громадное влияние на становление К. В. как биолога. По-видимому, именно эта поездка привила ему вкус к экспедиционной работе. В дальнейшем Д. Н. Кашкаров включил его в состав авторов своей книги «Холодная пустыня Центрального Тянь-Шаня» (1937),[2] написанной по результатам экспедиции 1934 г. Эта работа является 1-й научной публикацией К. В.

С 1935 г. К. В. работал в Памирской экспедиции Среднеазиатского университета, а когда была организована высокогорная, Памирская биостанция, где трудились такие энтузиасты исследования и освоения высокогорий, как П. А. Баранов и И. А. Райкова, стал ее сотрудником. К. В. был также одним из пионеров изучения высокогорий Памира. В 1937 г. с группой ирригаторов он совершил экспедицию по р. Бартанг для обследования земель Рошорвских даштов, расположенных на высотах более 3000 м над ур. м. Проникнуть туда можно было только по оврингам, которые представляли собой 1—2 ствола арчи, закрепленных на вбитых в трещины скал деревянных колышках. Итогом этой экспедиции стала карта растительности Восточного Памира масштаба 1 : 500 000.

С первых дней Великой Отечественной войны К. В. был в рядах Советской армии на Ленинградском и Прибалтийском фронтах в должностях комвзвода, комроты, зам. командира стрелкового батальона. Был дважды ранен, награжден орденом «Красной Звезды» и медалями.

---

[1] По воспоминаниям самого К. В. в период учебы в Ленинградском государственном университете его дважды исключали за дворянское происхождение.

[2] Полная библиография работ К. В. опубликована в книге Н. Бохана (1986).



Рис. 1. К. В. Станюкович у лаборатории Памирской биостанции. Август 1957 г. Фото Г. М. Ладыгиной.

В 1946 г. после демобилизации в Ленинграде К. В. сдал кандидатские экзамены и вновь уехал на Памир, где работал научным сотрудником Памирской биостанции (рис. 1—3). Здесь он собрал материал для кандидатской диссертации и в 1947 г. защитил ее в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, по теме «Растительный покров Восточного Памира». Позднее, в 1949 г., К. В. опубликовал диссертацию в виде книги, которая до настоящего времени является важным пособием для ботаников и географов, интересующихся растительным покровом высокогорий.

В эти же годы К. В. публикует ряд работ по ботанике и географии Памира: «Альпийские подушечники как своеобразный тип высокогорной растительности» (1948), «Ботанико-географическое районирование Восточного Памира» (1948), «Зависимость состава популяции полукустарничков и их возобновление в зависимости от различных факторов» (1948), «Типы растительности Восточного Памира и их основные формации» (1948). Даже краткий перечень основных работ указывает на широту его интересов.

В 1951 г. К. В. стал директором Памирской биологической станции АН Таджикской ССР, где продолжал комплексное изучение как отдельных растений, так и растительных сообществ, начатое прежним директором О. В. Заленским.

В 1950-е годы проводилась инвентаризация пастбищ Памира с составлением их крупномасштабных карт (1 : 100 000). Для этого К. В. организовал геоботаническую группу, пригласив в нее молодых специалистов: Л. Ф. Сидорова, Г. М. Ладыгину, М. Б. Кривоногову, С. С. Иконникова.[3]

Одновременно К. В. готовил докторскую диссертацию на тему «Растительность высокогорий СССР», которую защитил в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова

[3] С. С. Иконников был рекомендован В. М. Покровской, доцентом кафедры фитоценологии МГУ, на которой учился. В свое время К. В. с Покровской занимался в одной геоботанической группе ЛГУ и поддерживал с ней переписку.



Рис. 2. Изучение старого куста терескена (возраст около 250 лет). 1947 г. Фото И. А. Райковой.

АН СССР. Позднее, в 1960 г., теоретическая часть диссертации была опубликована отдельной книгой — «Растительность высокогорий СССР» (часть 1), которая в 1973 г. вошла в основную монографию К. В. «Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк)». Ее автор был удостоен золотой медали имени П. П. Семенова-Тяньшанского. Книга и сегодня используется в курсах ботанической географии высших учебных заведений.

В 1954 г. К. В. в качестве одного из авторов участвовал в создании «Геоботанической карты СССР» (под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы), в составлении карты растительности Памира. Он пишет важные научные статьи: «Основные типы поясности в горах СССР» (1955) и «О принципах классификации растительности высокогорий» (1957).

В 1958 г. К. В. по поручению Президиума Академии Наук СССР возглавил общесоюзную экспедицию по поискам «снежного человека» на Памире, в ненаселенных труднодоступных районах Центрального Памира (долины рек Западный Пшарт, Каинды, берега Сарезского озера). Экспедиция убедительно подтвердила отсутствие «снежного человека» в исследуемом районе, но дала обильный научный материал по флоре, растительности, зоологии, археологии и пр. в этом неисследованном районе.

В 1959 г. К. В. перешел на работу по изучению производительных сил (СОПС) при АН Таджикской ССР (с центром в Душанбе) на должность старшего научного сотрудника, а с 1965 г. он заведовал там же сектором Атласа Таджикской ССР. Над атласом работало 150 человек. К. В. не только руководил ими, но сделал сам ряд карт (растительности, геоботанического районирования и т. д.). «Атлас Таджикской ССР» подвел итоги по многим разделам науки и наглядно показал богатые ресурсы Таджикистана.

За время работы в СОПС К. В. не только проводил большую организационную работу, но написал серию статей по продуктивности различных растительных сообществ Таджикистана, по возрастному составу их популяций и об изменениях в растительности. В 1963 г. он опубликовал очередную книгу «Полынные пустыни Таджикистана, их динамика и возрастной состав эдификаторов», содержащую большой материал о популяциях пустынных растений.

После публикации своей основной работы «Растительность гор СССР» (1973) К. В. трудился над фундаментальным изданием «Таджикистан (природа и природные ресурсы)» (1982), которое представляет собой хороший комментарий к ранее опуб-



Рис. 3. На Памирской биостанции в часы досуга.
1948 г. Фото Г. В. Аркадьева.

ликованному «Атласу Таджикской ССР». Личный вклад К. В. значителен — им написаны разделы растительности и природного районирования.

Нельзя не отметить педагогическую деятельность К. В. Станюковича. Он обращал серьезное внимание на подготовку молодых кадров. Под его руководством были защищены 5 кандидатских диссертаций. Ряд лет (1961—1969) К. В. был профессором кафедры ботаники Душанбинского педагогического института им. Т. Г. Шевченко.

Несмотря на большую и продуктивную научную деятельность, К. В. успевал писать научно-популярные книги и даже фантастику. Его писательский талант, возможно, был унаследован от старшего поколения Станюковичей (его дед был братом известного писателя-мариниста К. М. Станюковича). К. В. — автор целого ряда книг и рассказов: «По горным тропам» (1957), «По следам удивительной загадки» (1965), «Тропой архаров» (1965), «Хаитская катастрофа» (1969), «Следы на пути каравана» (1976), «В горах Памира и Тянь-Шаня» (1977), «В заоблачных высях» (1980). Особо выделяются научно-фантастические «Рассказ об одной экспедиции» (1962) и «Тайну охраняет пламя» (1965). В этих книгах ярко отражается романтика научного поиска, они прививают любовь к экспедициям, путешествиям, воспитывают любознательность, учат смелости и находчивости в экспедиционных условиях.

Научная деятельность К. В. Станюковича была высоко оценена правительством и Академией наук Таджикистана. В 1978 г. он избирается членом-корреспондентом АН Таджикской ССР, а в 1981 г. был награжден орденом «Дружба народов».

Как человек К. В. был всегда интересен (рис. 3). В любой компании его высокая статная фигура, умное лицо привлекали внимание. Он умел оживить разговор, в зависимости от состава общества, острой шуткой, глубоким аргументом или неожиданной строчкой из стихов своего любимого поэта Н. С. Гумилева. А свои впечатления об экспедиционных поездках он предпочитал описывать в книгах. В своих поездках по горам Памира К. В. встречался со многими приключениями и трудностями. Он был свидетелем Хаитской трагедии, похоронившей несколько таджикских кишлаков, попадал в аварии и т. д. К. В. был человеком с сильной волей. Начатое исследование или книгу он стремился довести (и обычно доводил!) до завершения, до публикации. В часы краткого вечернего досуга К. В. умел сосредоточенно прослушать на стареньком патефоне и долгоиграющих пластинках, например, симфоническую поэму Н. А. Римского-Корсакова «Шехерезада», в маленькой комнатке на Памирской биостанции, причем при свете свечи или даже в потемках. Его влекли

труднодоступные, мало или вовсе не обследованные уголки Памирских гор. Следует подчеркнуть, что он долго и тщательно готовил очередную экспедицию. Поэтому его экспедиции, несмотря на опасность и непредсказуемость высокогорий, обходились без человеческих жертв.

К. В. смолоду любил читать о путешественниках прошлого: Н. М. Пржевальском, П. К. Козлове и др. По-видимому, именно романтика открытий и приключений привела его к созданию интересных книг научно-художественного жанра.

В последние годы жизни К. В. работал над своей научной монографией «Ландшафты Таджикской ССР», которая, к сожалению, не была окончена и осталась неопубликованной.

К. В. скончался 16 февраля 1986 г. в Душанбе, в Таджикистане, где и похоронен на городском кладбище (Сидоренко, Курбанбеков, 1987).

Память о яркой личности и интересных научных и научно-популярных работах Кирилла Владимировича Станюковича сохранится в сердцах его друзей, а его научные труды будут еще долго служить следующим поколениям ботаников.

Виды растений, названные в честь К. В. Станюковича

Potentilla stanjukoviczii Ovcr. et Koczk. 1975, Фл. Тадж. ССР, 4 : 539, 400
Taraxacum stanjukoviczii Schischk. 1964, Фл. СССР, 29 : 732, 508
Acantholimon stanjukoviczii Lincz. ex Ikonn. Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10 : 92—93.

Благодарности

Автор благодарен Н. Н. Арнаутову за помощь в оформлении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бохан Н. Кирилл Владимирович Станюкович (1911—1986). Материалы к библиографии ученых Таджикистана. Душанбе, 1986. Вып. 33. 63 с.

Сидоренко Г. Т., Курбанбеков З. К. Кирилл Владимирович Станюкович (некролог) // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1987. № 1. С. 94—95.

УДК 92 (47 + 57) : 58 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 10

© С. Я. Кондратюк

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АЛЬФРЕДА НИКОЛАЕВИЧА ОКСНЕРА (1898—1973)

S. Ya. KONDRATYUK. ALFRED NIKOLAEVICH OXNER (1898—1973): ON THE OCCASION OF HIS CENTURY

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601 Киев, ул. Терещенковская, 2
Поступила 15.03.1999

В 1998 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося ученого, профессора, члена-корреспондента АН УССР, заслуженного деятеля науки Украины Альфреда Николаевича Окснера (8 II 1898—20 XI 1973).

А. Н. Окснер, чья научная и научно-организационная деятельность связана главным образом с Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины, является ярким представителем старой когорты высокообразованных интеллигентных ученых,

составивших гордость советской науки. А. Н. оставил значительный след во многих областях ботаники, он является основателем признанной во всем мире украинской лихенологической школы. Ученики А. Н. живут и работают не только на Украине и в России, но и в других странах.



За последние 10 лет открылись некоторые забытые страницы жизни и деятельности А. Н. благодаря изучению архивных материалов, хранящихся в Институте архивоведения (бывший Центральный научный архив) НАН Украины и в архиве Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, а также в семье его сына. С его разрешения в данном сообщении раскрыты некоторые неизвестные факты биографии А. Н.

А. Н. Окснер родился 8 февраля 1898 г. в г. Елизаветграде (ныне Кировоград). В свидетельстве о рождении указано следующее: «...из списка рожденных и крещенных в Евангл.-Лют. приходе св. Марии в гор. Елисаветграде Херсонской губернии: тысяча восемьсот девяноста восьмого (1898) года восьмого (8) февраля в 2 часа ночи родился в гор. Елисаветграде Херсонской губ. и тысяча восемьсот девяносто восьмого (1898) года двадцать второго (22) февраля пастором Граф окрещен: Альфред (Alfred), законнорожденный. Отец Николай Окснер (Nikolai Ochsner), прапорщик запаса, земледелец и его мать Вильгельмина, ур. Шварц (Wilgelmine geb. Schwartz), оба Еван.-Лют. веры. Восприемники: Евгений Гар, Палагея Смирнова».

Видимо, А. Н. был вынужден умалчивать о своей немецкой национальности (с 1930-х гг. Окснер по документам считался русским).

Еще одной скрытой страницей жизни А. Н. является то, что сразу после рождения маленький Альфред был отдан на воспитание Зинаиде Лазаревне Соломоновой, акушерке, проживавшей в г. Елизаветграде. Поскольку брак Николая Окснера не был одобрен родителями, было решено умолчать о рождении сына на некоторое время. Маленький Альфред рос вместе со своими названными братьями — Николаем и Василием — в семье брата Зинаиды Лазаревны — народовольца Морица Лазаревича Соломонова, в с. Тиволи (ныне территория г. Минска, Беларусь). Всю свою жизнь А. Н. считал своей семьей именно семью М. Л. Соломонова. Его названная мать З. Л. Соломонова прожила свои последние годы в Киеве, в семье А. Н., похоронена на Байковом кладбище. А. Н. пронес любовь и уважение к своему приемному отцу всю свою жизнь и, по свидетельству родных, мог подолгу с любовью рассказывать о нем.

В 1917 г. А. Н. окончил гимназию и поступил на естественное отделение физико-математического факультета Киевского ун-та. После некоторого перерыва, вызванного реорганизацией университета в Киевский высший ин-т народного образования, Окснер продолжал учебу на биологическом отделении, которое окончил в 1924 г. Большое влияние на формирование его мировоззрения оказали лекции известных ученых — А. В. Фомина, Н. Г. Холодного, И. И. Шмальгаузена, Н. Н. Воскобойникова.

Еще в студенческие годы, когда в 1919 г. он был практикантом лаборатории Ботанического сада при Киевском ун-те, у А. Н. проявилась склонность к научной работе. В этот период его интересы были связаны с изучением флоры высших растений. Работая преподавателем естествознания в средней школе и сельскохозяйственном техникуме в Елизаветграде, А. Н. с увлечением изучал местную флору. По

материалам этих исследований в 1924 г. была опубликована его первая научная работа «Про деякі рідкіші рослини Зінов'ївскої округи на Херсонщині» (Окснер, 1924б). Намного позже, когда основной специальностью А. Н. уже стала лихенология, он продолжал заниматься систематикой отдельных групп высших растений и обработал, в частности, сем. *Liliaceae* для «Флори України».

В 1922 г., еще будучи студентом, А. Н. был назначен внештатным сотрудником (консерватором) Ботанического кабинета и Гербария Академии наук Украины. В 1924 г. он поступил в аспирантуру при АН Украины и в том же году был зачислен научным сотрудником Гербария Киевского ботанического сада. Первым учителем А. Н. был А. В. Фомин, который предоставлял своим ученикам широкие возможности для самостоятельного анализа дискуссионных вопросов различных разделов ботаники; в этих дискуссиях участвовали известные впоследствии ученые Д. К. Зеров, А. С. Лазаренко, Ю. Д. Клеопов, П. Ф. Оксиюк.

А. Н. осуществил ряд ботанических экскурсий по территории Белоруссии и Украины, собрал и обработал большие коллекции цветковых растений, мхов и лишайников. В 1924 г. была опубликована одна из первых линехологических работ «Материалы к флоре лишайников Белоруссии» (Окснер, 1924а).[1]

С 1926 г. А. Н. работал старшим научным сотрудником научно-исследовательской кафедры ботаники при Киевском ботаническом саде Народного комиссариата просвещения Украины, заведующим отделом споровых растений в Научно-исследовательском ин-те ботаники Наркомпроса Украины, а с 1931 г. — заведующим отделом лихенологии в Институте ботаники АН Украины.

В 1935 г. без защиты диссертации А. Н. была присуждена ученая степень кандидата биологических наук.

Во время второй мировой войны А. Н. с семьей был эвакуирован в г. Киров, где работал учителем средней школы. В 1942 г. А. Н. переезжает в Уфу по вызову Института ботаники АН Украины на должность старшего научного сотрудника. В тяжелых условиях военного времени он завершает и успешно защищает докторскую диссертацию «Анализ и история происхождения лихенофлоры Арктики».

В 1942 г. А. Н. была присуждена степень доктора биологических наук, а в 1943 г. присвоено звание профессора.

С возвращением Института ботаники АН Украины в апреле 1944 г. в г. Киев А. Н. возглавил в нем отдел споровых растений, и вся дальнейшая жизнь и деятельность ученого неразрывно связаны с Институтом ботаники.

За крупные заслуги в развитии ботанической науки и подготовку научных кадров А. Н. в 1968 г. было присвоено звание заслуженного деятеля науки Украины, а в 1972 г. он был избран членом-корреспондентом Академии наук Украины.

С именем А. Н. Окснера связано начало планомерных фундаментальных исследований в области лихенологии на Украине. А. Н. является основателем лихенологического гербария Национальной академии наук Украины. В 1937 г. он опубликовал первое пособие для определения лишайников Украины «Визначник лишайників УРСР» (Окснер, 1937). Появление этой книги имело большое значение для развития лихенологических исследований не только Украины, но и всего Советского Союза.

Итогом исследований в области флоры и систематики лишайников на Украине является его фундаментальная работа «Флора лишайників України» (Окснер, 1956, 1968, 1993), которую он, к сожалению, не успел полностью завершить. В ней приводится таксономический состав лишайников Украины, даны подробные описания видов и других таксонов, впервые дана характеристика ареалов всех видов, известных на территории Украины, СССР и во всем мире, критически изложена история изучения семейств и родов, даны многочисленные примечания к каждому виду. Общая часть «Флоры» содержит сведения по анатомии, морфологии, биологии, химическим особенностям лишайников, их положению в системе живых организмов, представлены оригинальные взгляды автора на вопросы систематики, географии и

[1] Список опубликованных работ А. Н. Окснера см: Kondratuyk (1998).

филогении лишайников. «Флора лишайників України» получила высокую оценку у отечественных и зарубежных ученых и до сих пор пользуется широким признанием.

До настоящего времени, благодаря исследованиям А. Н., Украина является одной из наиболее изученных в лихенологическом отношении стран Восточной Европы.

Одновременно с углубленным изучением лишайников Украины А. Н. осуществил ряд экспедиций в другие районы Советского Союза: на Урал (1926 г.), в Забайкалье (1927 г.), на Кольский п-ов (1928 г.), на Кавказ (1936 г.) и на Алтай (1940 г.). По результатам обработки собранных им коллекций А. Н. опубликовал серии работ, посвященных лихенофлоре Урала, Севера России, Сибири, Средней Азии и других регионов.

Кроме материалов собственных экспедиций, он обработал большие сборы различных коллекторов: Б. Н. Колесникова, Н. Е. Кабанова (Дальний Восток), А. С. Лазаренко (Средняя Азия), Б. А. Тихомирова (Арктика), Б. Н. Городкова (Урал, Арктика), В. Д. Александровой, Е. С. Короткевича (Арктика), М. Н. Караваева, Т. А. Работнова, В. А. Шелудяковой, Н. Н. Прахова (Якутия) и др.

Благодаря работам А. Н. наши представления о составе флоры этих слабоизученных районов значительно расширились. Большие флористические списки лишайников с ценными критическими замечаниями приведены им, в частности, в «Матеріалах до ліхенофлори Середньої Азії» (Окснер, 1939а), в публикациях, посвященных лишайникам бассейнов рек Лены, Яны, Индигирки и Южного Прибайкалья (Окснер, 1940), Урала и прилегающих областей (Окснер, 1945) и др.

В. П. Савич еще в 1935 г. считал необходимым присудить Окснеру степень доктора биологических наук без защиты диссертации (honoris causa) за работу «Ліхенофлора Уралу». В ней приводилось около 350 видов лишайников. Для сравнения можно сказать, что в современном списке лишайников Урала (Рябкова, 1998) из 545 видов отсутствует свыше 50, приведенных Окснером еще в 1935 г. К сожалению, «Ліхенофлора Уралу» до сих пор осталась неопубликованной.

Значительную роль в развитии лихенологических исследований на севере Советского Союза сыграла его рукописная работа «Определитель лишайников Крайнего Севера СССР», которая выполнялась по заказу Института полярного земледелия и была завершена в 1939 г. К сожалению, по ряду обстоятельств эта очень нужная тогда работа так и не была издана.

В «Определителе лишайников Крайнего Севера СССР», составленном А. Н. на основании обработки обширных коллекционных материалов, переданных многочисленными участниками полярных экспедиций, и позднее в опубликованном списке лишайников Российской Арктики (Andreev et al., 1996) приведено почти одинаковое количество видов (1037 и 1078 соответственно). Однако анализ видового состава лишайников свидетельствует о том, что общими для обеих работ являются только 706 видов, поскольку часть видов приводилась А. Н. как «возможные для данного региона», часть указана из регионов, не включенных в район Российской Арктики в работе Andreev et al., 1996 г.

Последняя работа А. Н. Окснера (1974) «Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Общая часть. Морфология, систематика и географическое распространение» заслуживает особого рассмотрения. Этот труд, написанный как введение к многотомному изданию, по существу представляет собой фундаментальный курс лихенологии, в котором обобщены и критически осмыслены важнейшие сведения о лишайниках, накопленные за всю историю развития лихенологии. По широте охвата, полноте сведений и глубине анализа эта работа сегодня не имеет себе равных в лихенологической литературе. Это первый и пока единственный в отечественной литературе учебник по лихенологии, который еще многие годы будет являться настольной книгой для всех, кто работает в этой области.

Будучи прекрасным систематиком, А. Н. внес заметный вклад в развитие таксономии лишайников. Им описано свыше 100 новых для науки таксонов видового и внутривидового рангов, 48 новых для науки таксонов надвидового ранга — серий (4), секций (17), семейств (3) и пр., а также предложено свыше 230 новых названий

лишайников (Kondratyuk, 1992, 1998). Он с успехом обрабатывал самые сложные группы накипных микроскопических лишайников. Следует вспомнить его обработки таких сложных для идентификации родов накипных лишайников, как *Aspicilia* Mass. для Определителя лишайников СССР, *Lecidea* Ach. em Mass., *Acarospora* Mass. и др. для «Флори лишайників України». С особым интересом он работал над малоизученными критическими группами, уточняя их объем, место и филогенетические отношения в системе лишайников. Острый глаз систематика, отличная память и интуиция в сочетании с глубокой, вдумчивой проработкой литературы и материала — качества, которые обеспечивали А. Н. неизменный успех в работе. Он никогда не делал поспешных выводов, вынашивал свои мысли и проверял свои предположения порою в течение нескольких лет.

А. Н. Окснер был одним из основателей исследований, связанных с изучением лишайниковых группировок. А. Н. разработал специальную методику изучения лишайниковых группировок на каменистом субстрате, широко применяемую отечественными лихенологами, показал наличие у лишайниковых синузий межвидовой и внутривидовой конкуренции, описал формы этой конкуренции и построил шкалу видов по мере уменьшения их конкурентных возможностей. Следует отметить, что самый высокий индекс цитирования среди ценотических лихенологических статей принадлежит одной из его первых работ «До вивчення флори обрісників кам'янистих відслонень України» (Окснер, 1927), а также публикациям, посвященным конкурентным отношениям эпилитных лишайников на примере заповедника «Каменные могилы» (Окснер, 1961, 1962).

С именем А. Н. Окснера заслуженно связан историко-географический подход к анализу региональных лихенофлор. К вопросам фитогеографии и истории развития растительного покрова А. Н. проявлял особый интерес, рассматривая лихенофлористические данные в свете общих ботанико-географических концепций. На основании глубокого анализа современного географического распространения лишайников обширных областей Евразии А. Н. предложил оригинальную систему классификации географических групп видов лишайников, предпринял попытки реконструкции флор давно минувших эпох, осветил вопрос о происхождении и истории развития лихенофлоры умеренной и арктической областей. Используя принцип зональности в оценке ареалов растений, А. Н. в докторской диссертации «Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики», дал полный и всесторонний флористический (историко-географический, генетический и миграционный) анализ лихенофлоры исследуемого района. Он впервые изложил принципы исторической лихеногеографии и отметил общность эколого-географических закономерностей в распространении лишайников и высших растений. Предложенный Окснером принцип построения системы эколого-географических элементов региональных лихенофлор широко применяется до последнего времени.

В ходе обсуждения генетических связей некоторых родов лишайников Голарктики А. Н. особое внимание уделял характеру изменчивости экологических форм в процессах бореализации и ксерофилизации флоры. Наиболее интересны в этом отношении результаты, полученные в ходе исследования неморального геоэлемента.

Работы Окснера, посвященные географии лишайников, сыграли значительную роль в развитии общефлористических концепций и выяснении истории развития растительности Евразии. К сожалению, диссертация А. Н. «Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики» не была полностью опубликована. Поэтому особенно важной представляется публикация отдельных ее разделов, а именно: «О происхождении ареала биполярных лишайников» (Окснер, 1944), «Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики» (Окснер, 1946). Наиболее полное изложение подходов к историко-географическому анализу региональных лихенофлор, предложенных Окснером, находится в работе известного украинского лихенолога — Марии Флориановны Макаревич (Макаревич, 1963), его ученицы и последователя.

Видное место в исследованиях А. Н. занимала теоретическая разработка проблемы филогенетических связей и направлений эволюции лишайников. В своих работах он развил взгляд E. Vainio (1890 a, b) на лишайники как на особую биологическую группу лихенизированных грибов, отличающуюся от свободноживущих грибов только особенностями жизни и питания. При этом А. Н. показывал, что тенденция к симбиотической жизни с водорослями различного систематического положения возникла независимо во многих филогенетически отдаленных порядках грибов. Взгляды А. Н. на положение лишайников в системе органического мира и их филогенетические отношения вполне отвечают современным представлениям.

Окснером внесен также значительный вклад в разработку сложного вопроса о взаимоотношениях компонентов лишайников. Проанализировав существующие противоречивые концепции о взаимоотношениях гриба и водоросли в организме лишайника (см. общую часть «Флори лишайників України» (Окснер, 1956)), он развил оригинальную систему представлений о различных формах симбиоза у лишайников (от почти индифферентных парасимбиотических отношений с едва заметными паразитическими связями до прочно закрепленного облигатного симбиоза).

Специальное изучение неопубликованных работ А. Н. начато в 1987 г. (через 14 лет после его смерти). Сейчас основные усилия украинских лихенологов по изданию наследия А. Н. направлены на подготовку к печати таких известных его работ, как «Лихенофлора Урала» (1935 год), «Определитель лишайников Крайнего Севера СССР» (1939 г.), «Флора лишайников СССР. Семейство *Caloplacaceae*» (1959 г.) и др.

Сотрудниками Отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины была проведена огромная работа по доработке и пополнению архивных материалов Окснера современными данными очередного выпуска «Флоры». 2-й выпуск 2-го тома «Флоры», общим объемом более 60 печатных листов, был подготовлен в 1989 г., но в связи со значительным объемом была опубликована только его 1-я половина (Окснер, 1993). 2-я половина выпуска «Флоры» (3-й выпуск 2-го тома) подготовлена к печати.

В 1959 г. А. Н. подготовил рукопись монографии «Флора лишайников СССР. Семейство *Caloplacaceae* Zahlbr.», включающей в себя результаты критической таксономической обработки указанной группы. Над завершением этой монографии А. Н. работал до последних дней. На основании архивных материалов рукопись монографии была дополнена, переработана и в 1990 г. под названием «Накипные лишайники семейства *Teloschistaceae* (на примере стран СНГ и Балтийских стран)» была передана в издательство «Наукова думка». К сожалению, до сих пор она также не вышла из печати.

А. Н. много времени отдавал научно-организационной, педагогической и общественной деятельности. Он был организатором и неизменным руководителем Отдела споровых растений, а с 1968 по 1970 г. являлся директором Института ботаники АН Украины. Ему всегда были свойственны высокая научная требовательность и принципиальность в сочетании с объективностью, тактичностью, ясным пониманием перспектив развития науки, способностью к активному восприятию всего прогрессивного в науке.

Много сил и энергии А. Н. тратил на воспитание научных кадров. В разные годы он читал лекции студентам Киевского, Харьковского и Азербайджанского университетов и Киевского лесотехнического института; заботясь о расширении лихенологических исследований, много сделал для их развития в других странах — республиках бывшего СССР. Трудно назвать ботаническое учреждение бывшей огромной страны, в котором бы не трудились его ученики или сотрудники, которым он помогал ценным советом или добрым словом.

По словам его учеников, принципиальность в науке, скромность, разносторонняя эрудиция, огромное трудолюбие, доброжелательность, не тускневшая с возрастом жизнерадостность, свежесть мышления и юмор — его характерные черты, так привлекавшие к нему людей и особенно молодежь. Двери его кабинета на работе и

дома были всегда открыты для всех, кто приходил к нему за советом или за помощью, а порой просто поделиться своими радостями и горестями. Он умел выслушать каждого, не считаясь со своим временем, оказывал необходимую поддержку.

Интересы А. Н. были разнообразны, он не замыкался в науке: увлекался живописью, театром и литературой, любил музыку, особенно классическую, коллекционировал художественные открытки и марки. Глубоко интеллигентный и внутренне сдержанный, в то же время горячий и непосредственный человек, интересный собеседник и превосходный рассказчик, он легко находил общий язык с людьми различных профессий.

Самая яркая черта А. Н., определившая весь его жизненный путь, — это жажда знаний и беззаветная преданность науке. Знание основных европейских языков позволило ему следить за мировой ботанической литературой как по своей узкой специальности, так и по другим интересовавшим его разделам. А. Н. Окснер по праву является признанным лидером лихенологии в бывшем СССР. Его многогранная научная деятельность, отличающаяся широтой решаемых проблем, нередко далеко выходящих за пределы его основной специальности, безусловно, оказала влияние и на развитие отечественной ботаники, в частности географии растений. Вклад А. Н. в научное и культурное наследие Украины отражен в целом ряде монографий, справочников и энциклопедий. В честь А. Н. Окснера описано много споровых растений, главным образом лишайников, например: *Aspicilia oxneriana* Blum, *Caloplaca oxneri* S. Kondratyuk et Søchting, *Cladonia oxneri* Trass, *Endopyrenium oxneri* Akram., *Haematomma oxneri* Vodop., *Lecanora oxneri* Cretz., *Melaspilea oxneri* Makar., *Physcia oxneri* Inasch., *Porina oxneri* Sant., *Xanthoria alfredii* S. Kondratyuk et Poelt, а также мохообразных — *Desmatodon oxneri* Lasar. и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Макаревич М. Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ, 1963. 263 с.

Окснер А. Н. Материалы к флоре лишайников Белоруссии (Предварительное сообщение) // Вісн. Київ. бот. саду. 1924 а. Вип. 1. С. 27—36.

Окснер А. М. Про деякі рідкіші рослини Зінов'ївскої округи на Херсонщині // Наук. зап. Київських н.-д. кафедр. 1924 б. Т. 2. С. 130—134.

Окснер А. М. До вивчення флори обрісників кам'янистих виходів України // Вісн. Київськ. бот. саду. Київ, 1927. Вип. 5—6. № 5/6. С. 23—82.

Окснер А. М. Визначник лишайників УРСР. Київ, 1937. 341 с.

Окснер А. М. Матеріали до ліхенофлори Середньої Азії // Журн. Ін-ту бот. АН УРСР. 1939а. № 20 (28). С. 111—136.

Окснер А. М. Лишайники басейну рік Лени, Яни, Індігірки та Південного Прибайкалля. II // Бот. журн. АН УРСР. 1940. № 23 (31).

Окснер А. М. О происхождении ареала биполярных лишайников // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 6. С. 243—256.

Окснер А. М. Матеріали до ліхенофлори Уралу і прилеглих областей // Бот. журн. АН УРСР. 1945. Т. 2. № 3—4. С. 217—247.

Окснер А. М. Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 475—490.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Київ. 1956. Т. 1. 495 с.; 1968. Т. 2. Вип. 1. 500 с.; 1993. Т. 2. Вип. 2. 541 с.

Окснер А. М. Взаємовідношення між лишайниками в літотичних угрупованнях степових заповідників України // Укр. бот. журн. 1961. Т. 18. № 6. С. 64—73.

Окснер А. М. Епілітні угруповання лишайників степового заповідника Кам'яні Могили на півдні України // Укр. бот. журн. 1962. Т. 19. № 1. С. 72—82.

Окснер А. М. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. Вып. 2. 284 с.

Рябкова К. А. Систематический список лишайников Урала // Нов. сист. низш. раст. СПб., 1998. Т. 32. С. 81—87.

Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Cheklist of lichens and lichenocolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2.

Kondratyuk S. A catalogue of the new lichen names described and proposed by A. N. Oxner // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. N 1. P. 60—67.
Kondratyuk S. Prof. Dr. A. M. Oxner (22.02.1898—20.11.1973). On occasion of 100-years anniversary of the birthday. Kiev, 1998. 64 p.
Vainio E. A. Étude sur la classification naturelle et la morphologia des Lichens du Brésil. P. 1 // Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. 1890 a. Vol. 7. N 1: p.i-xxix. P. 1—247.
Vainio E. A. Étude sur la classification naturelle et la morphologia des Lichens du Brésil. P. 2 // Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. 1890 b. Vol. 7. N 2. P. 1—256.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (58+59):502.7(437)

© В. И. Мельник. (*Рецензия*).
Červená kniha ohroženych a vrácných druhů rostlin a Živocichu ČR a SR. 5. Vyšši rostliny. Bratislava, 1999. 456 p.
(Красная книга редких и исчезающих видов растений и животных Чешской и Словацкой Республик. 5. Высшие растения. Братислава, 1999. 456 с.)

V. I. MELNIK. (*A REVIEW*). THE RED DATA BOOK OF THREATENED PLANTS AND ANIMALS. 5. VASCULAR PLANTS, 1999

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Киев
Поступила 07.09.2000

Чешская и словацкая (ранее чехословацкая) «Красная книга» была запланирована как серийное издание, состоящее из 5 выпусков. Первый выпуск, посвященный редким видам орнитофауны, вышел в свет еще в 1988 г. Через 11 лет опубликован заключительный выпуск, посвященный высшим растениям 2 стран. Таким образом, в отличие от других аналогичных изданий, рецензируемая «Красная книга», является официальной «Красной книгой» не одной, а двух соседних дружественных стран. Виды, произрастающие в Чехии и отсутствующие в Словакии, описаны на чешском языке и, наоборот, виды, которые встречаются только в Словакии, описаны на словацком языке. Таксоны, которые произрастают в обеих странах, описаны на родном языке основного составителя описания.

Основными составителями книги являются известные чешские и словацкие ботаники Ян Черовски, Вера Феракова, Йозеф Голуб, Стефан Маглоцки, Франтишек Прохазка, которые работали в сотрудничестве с 89 коллегами из 33 городов Чехии и Словакии.

Чехия и Словакия характеризуются значительным флористическим разнообразием. В составе их флоры насчитывается 3100 видов. В «Красную книгу» внесено 400 видов, отобранных по систематическому, фитогеографическому и экологическому критериям, с учетом общеевропейского и мирового значения таксонов.

В кратком предисловии отмечается важность охраны редких и исчезающих видов чешской и словацкой флоры в общеевропейском и мировом контексте.

Во введении кратко рассмотрена история создания «Красной книги» Чехии и Словакии, обоснованы критерии выбора таксонов и принципы их описания.

Основной объем «Красной книги» занимает описание самих видов. Таксоны расположены в алфавитном порядке, согласно латинским названиям. В описания видов включены латинские, чешские и словацкие названия видов и семейств, синонимы, созологический статус каждого вида в Чехии и Словакии в соответствии с новой классификацией критериев редкости Международного Союза Охраны Природы, информация об охране видов в других странах Европы, сведения об ареалах видов и их распространении в Чехии и Словакии, данные по экологии и биологии видов, научное и практическое значение видов, причины редкости, охрана in situ и ex situ.

Описания дополнены рисунками растений и картосхемами распространения видов в Чехии и Словакии. Особенно хотелось бы отметить превосходное качество рисунков, на которых представлены общий вид растений и наиболее важные черты их морфологии. Все рисунки оригинальны. Художники А. Зозуля и Ф. Грегор выполнили их с живых растений.

На 6 страницах книги (411—416) приведены «черные» списки флоры Чехии и Словакии, включающие 3 категории видов — исчезнувшие, отсутствующие (очевидно исчезнувшие) и сомнительные виды, по которым нет достаточной информации. Судя по этим спискам, из состава флоры Чехии исчезло 63 вида (в их числе *Aldrovanda vesiculosa* L., *Betula humilis* Shrank., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Woodsia alpina* (Bolton.) S. F. Gray), из состава флоры Словакии — 25 видов (*Androsace septentrionalis* L., *Astragalus dasyanthus* Pall. и др.).

Завершает книгу краткое резюме (на английском языке), в котором приведены наиболее важные сведения о «Красной книге» Чехии и Словакии.

Список литературы (с. 418—437) включает 1220 наименований, что свидетельствует о глубокой и основательной проработке авторами своего материала.

Среди охраняемых видов растений Чехии и Словакии имеются виды, охраняемые также и в странах Восточной Европы (России, Белоруссии, Украине). Особенно много (36) таких видов во флорах Словакии и Украины, которые граничат друг с другом и имеют общую Карпатскую флору.

Некоторые охраняемые виды флоры Чехии и Словакии (*Androsace septentrionalis* L., *Botrychium matricariifolium* (A. Br. ex Döll) Koch, *Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren., *Sceptridium multifidum* (S. G. Gmelin) Tagawa) на Украине не менее редкие, чем в странах Средней Европы. Очевидно, в дальнейшем их следует включить в число охраняемых видов флоры Украины.

Рецензируемая «Красная книга» не лишена некоторых незначительных недостатков. Например, *Daphne cneorum* не указывается для России. Ничего не сказано о распространении *Fritillaria meleagris* на Украине.

Рецензируемая «Красная книга» одна из лучших по богатству материала, сочетанию научных и практических подходов к организации охраны генофонда редких видов растений. Ее значение в деле охраны флористического разнообразия не только Чехии и Словакии, но и Европы в целом трудно переоценить. Насыщенность книги разнообразным фактическим материалом делает ее ценным пособием не только для ботаников, изучающих редкие виды, и специалистов в области охраны природы, но и для широкого круга систематиков, флористов, фитоценологов, ресурсоведов.

Благодарности

Выражаю благодарность одному из основных авторов «Красной книги» Чехии и Словакии президенту Planta Europa профессору Яну Черовски за присланный экземпляр книги.

ХРОНИКА

УДК 06.57

© Е. И. Шарова

18-Й СИМПОЗИУМ ПО БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (г. ТЭГУ, ЮЖНАЯ КОРЕЯ, 25—26 АВГУСТА 2000 г.)

E. I. SHAROVA. THE 18TH SYMPOSIUM ON PLANT BIOLOGY (TAEGU, SOUTH KOREA, AUGUST 25—26, 2000)

Биологический научно-исследовательский институт
Санкт-Петербургского государственного университета
198504 Санкт-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
факс (812)4277310, e-mail: elenasharova@mail.ru

С 1983 г. Ботаническое общество Южной Кореи ежегодно проводит международные симпозиумы по биологии растений. Симпозиумы прошлых лет были посвящены ядовитым растениям, роли света в жизни растений, устойчивости к засухе и затоплению, реакциям растений на загрязнение среды обитания, вторичным метаболитам, фитогормонам и сигнальной трансдукции, фотосинтезу, биоразнообразию у растений, фитоценозам и растительным сукцессиям.

На 18-м симпозиуме, который проходил в Институте естествознания Кеймьюнгского университета в г. Тэгу, обсуждались вопросы биохимии белков растений. Масштабность темы этого симпозиума, как и всех предыдущих, очевидно, объясняется тем, что в Корее ботанические традиции еще только формируются и определяются приоритетные направления исследований.

Несколько докладов были объединены темой фотосинтеза. **Katsura Izui** (K. I. Izui, Y. Kai. Phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC): three-dimensional structure and functional analysis by site-directed mutagenesis) (Япония) изучил конформацию ФЭПК, которая накапливается в листьях растений с C_4 и САМ фотосинтезом и катализирует первую реакцию на пути ассимиляции CO_2 атмосферы. Это олигомер, построенный из 4 идентичных субъединиц. Каждая субъединица имеет сверхвторичную структуру β-цилиндра, окруженного многочисленными α-спиралями. Известно, что активность ФЭПК у C_4 растений максимальна днем, у САМ растений — ночью. Активация фермента достигается обратимым фосфорилированием остатка серина, которое не только увеличиваст сродство фермента к ФЭП, но и снимает аллостерическое ингибирование активности фермента аспартатом и малатом. Это позволяет ФЭПК сохранять активность в условиях накопления ее продуктов — аспартата и малата. K. Izui показал, что каталитический и аллостерический центры ФЭПК *Zea mays* находятся рядом, и предположил, что связывание аспартата изменяет положение одной подвижной пептидной петли таким образом, что она прикрывает каталитический центр. Эта гипотеза была подтверждена методом сайт-направленного мутагенеза, который позволяет заменить аминокислоту в определенном участке полипептида в результате строго заданной точечной мутации в гене, кодирующем белок. Предложен также молекулярный механизм снятия аллостерического ингибирования при фосфорилировании ФЭПК.

Ian Woodrow (I. E. Woodrow, M. E. Kelly. Altering the relative concentrations of Rubisco and Rubisco activase changes the efficiency of non-steady state photosynthesis)

(Австралия) исследовал трансгенные растения *Nicotiana tabacum*, которые содержали в геноме антисенс ДНК к гену рибулозо1,5-бисфосфат карбоксилазы/оксигеназы (Rubisco) и поэтому синтезировали в несколько раз меньше Rubisco, чем растения дикого типа. Эти растения имели низкую скорость фотосинтеза, но достигалась она при включении света всего за 2—3 мин (вместо обычных 6—8 мин). Возрастание скорости фотосинтеза на этой неустойчивой стадии связано в основном с активацией Rubisco его активазой. Этот белок при освещении растений диссоциирует неактивный комплекс Rubisco и его субстрата рибулозо1,5-бисфосфата, после чего Rubisco взаимодействует с бикарбонатом и карбамилируется по остатку лизина в каталитическом центре, а затем передает связанный лизином углерод на рибулозо1,5-бисфосфат. Антисенс-растения имели относительно много активазы Rubisco (за счет снижения количества Rubisco), поэтому при увеличении освещенности у них быстро достигался новый устойчивый уровень фотосинтеза. Woodrow предполагает, что растения, обитающие в условиях недостатка азота и частых перепадов освещенности, должны иметь более высокое отношение активаза/Rubisco (обычно оно составляет около 10 %), что позволит им ассимилировать больше углерода в расчете на азот, затраченный на синтез Rubisco.

Bang-Ook Jun (B.-O. Jun. Rubisco in *Porphyra*: enzymatic properties and regulation) (Южная Корея) сообщил, что у красных водорослей рода *Porphyra* (*Rhodophyta*) ему удалось обнаружить активазу Rubisco, которую до сих пор находили только у высших растений. Rubisco у *Porphyra* имела значительно меньшую удельную активность и меньшее сродство к бикарбонату и рибулозо1,5-бисфосфату, чем у высших растений, т. е. являлась «ферментом низкого качества». Метаболиты C_4 фотосинтеза (аспартат, малат, фосфоенолпируват) были эффекторами Rubisco, что предполагает возможность C_4 фотосинтеза у этих водорослей.

InSun Kim (I.-S. Kim. Expression of C_4 enzyme accumulation in C_4 species) (Южная Корея) с использованием иммуноцитохимических методов и электронной микроскопии исследовала динамику накопления ФЭПК и Rubisco при развитии листьев у растений рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*). Она описала особенности кранц-анатомии листьев у *Salsola*, ссылаясь на публикации сотрудников лаборатории экологии фотосинтеза Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН. При развитии листьев *Salsola* биохимические различия между клетками опережают ультраструктурные. Синтез Rubisco уже в основной меристеме был ограничен только будущими клетками обкладки пучка. Накопление ФЭПК также начиналось раньше, чем возникали значительные ультраструктурные различия между клетками. Такой характер взаимосвязи структуры и функции отличает растения рода *Salsola* от растений рода *Amaranthus*, у которых ультраструктурная дивергенция клеток опережает биохимическую, и Rubisco вначале экспрессируется не только в клетках обкладки пучка, но и в клетках мезофилла.

В ряде докладов обсуждались процессы, связанные с транспортом в клетках растений. **Inhwan Hwang** (I. Hwang. How many molecular scissors are necessary for intracellular trafficking in plant cells?) (Южная Корея) сообщил о первых успехах в исследовании динаминоподобных белков у растений. Динамин — высокомолекулярный ГТФ-связывающий белок, который в клетках млекопитающих концентрируется в шейке отпочковывающейся эндоцитозной везикулы. Поэтому его можно рассматривать как «молекулярные ножницы», отрезающие везикулу от донорной мембраны. I. Hwang клонировал 6 генов, кодирующих динаминоподобные белки у *Arabidopsis thaliana*. Кроме ГТФ-связывающего, они имели липид-связывающий домен, благодаря которому различные динаминоподобные белки специфически ассоциировались с мембранами эндоплазматической сети, аппарата Гольджи или с хлоропластами. I. Hwang изучает роль в везикулярном транспорте одного из этих белков, который на 85 % гомологичен по структуре ранее описанному белку, участвующему в формировании фрагмопласта в клетках *Glycine max*.

Е. И. Шарова (Е. И. Шарова, Д. В. Суслов. Регуляция секреции пероксидаз в процессе растяжения клеток растений) (Россия) изучила динамику торможения

растяжения клеток при дифференцировке листьев ряда растений и при старении изолированных органов и показала, что скорость растяжения является функцией растяжимости клеточных стенок. Быстрая регуляция удлинения клеток колеоптилей *Zea mays* фитогормонами также была обусловлена изменениями растяжимости клеточных стенок и зависела от везикулярной секреции белков в апопласт. Во время этих ростовых реакций изменялась интенсивность секреции изопероксидаз, а также их активность *in situ*, зависящая от pH, концентрации субстратов и кофакторов. Различные изопероксидазы апопласта, участвуя в лигнификации, образовании окислительных поперечных связей между полимерами, синтезе и утилизации H_2O_2 и других процессах, оказывают разнонаправленное влияние на растяжимость. Поэтому определенный уровень их активности необходим для быстрого растяжения клеточных стенок *in vitro*. Однако превышение эндогенной концентрации H_2O_2 в апопласте вызывало замедление и даже полное прекращение растяжения клеточных стенок. Предполагается, что изменение секреции изопероксидаз и их активности в апопласте регулирует растяжимость клеточных стенок и растяжение клеток.

Hwa-Jee Chang (H.-J. Chung, P. C. Sehnke, Y. S. Kim, C. H. Chung, R. J. Ferl. The 14-3-3 proteins: cellular regulatory proteins with many functions) (Южная Корея) рассказала об исследованиях высококонсервативных и универсально распространенных у эукариотов 14-3-3 белков. Эти белки, взаимодействуя с другими белками в качестве адаптеров, шаперонов, активаторов или репрессоров, участвуют в трансдукции сигналов, транспорте, метаболической регуляции. Активация H^+-АТФазы плазматической мембраны фузикокцином, ингибирование нитратредуктазы фосфорилированием опосредованы 14-3-3 белками. В строме хлоропластов они направляют новосинтезированные полипептиды в тилакоиды. У *A. thaliana* клонировано 10 генов 14-3-3 белков. Для изучения их экспрессии использовали трансгенные растения с генами-репортерами, составленными из 14-3-3 промоторов и кодирующей последовательности β-глюкуронидазы (GUS). Появление GUS в клетках репортировало об экспрессии 14-3-3 генов. В результате было показано, что один из 14-3-3 генов (каппа) постоянно и независимо от внешних условий экспрессируется во всех частях растения, тогда как другой (лямбда) экспрессируется только в побегах и в зависимости от освещенности.

Ko Jae Heung (K. J. Heung, M. Kwon, H. Yi, M. H. Cho. Identification and disruption of plant sulfonylurea receptor (SUR)-like K^+ channel regulator involved in K^+-dependent seedling growth) (Южная Корея) клонировал у *A. thaliana* ген AtSUR, который кодирует белок, подобный SUR клеток млекопитающих, SUR — компонент АТФ-чувствительных K^+-каналов плазматической мембраны. AtSUR также находился в плазматической мембране и связывал АТФ. Повреждение гена AtSUR снижало устойчивость растения к засолению, при этом у мутантов нарушался транспорт K^+. Эти данные доказывают наличие у растений АТФ-чувствительных K^+-каналов. Восприятие многих внешних сигналов сопровождается деполяризацией электрического потенциала плазматической мембраны, быстро сменяемой реполяризацией. K. Heung предполагает, что в реполяризации участвуют АТФ-чувствительные K^+-каналы, направленные наружу, так как у мутантов по AtSUR мембраны после стрессовых воздействий оставались деполяризованными.

Большинство участников симпозиума начинали исследования белков растений с клонирования генов, их кодирующих. Та же процедура была использована G. Suzuki для изучения пыльцевой самонесовместимости и W. Jung для изучения биосинтеза изофлавонов.

Go Suzuki (G. Suzuki. Molecular mechanism of self-incompatibility mediated by S-receptor kinase in *Brassica* plants) (Япония) выявил белки, закодированные в генетическом локусе S, который определяет пыльцевую самонесовместимость у растений рода *Brassica* и препятствует самоопылению. У *Brassica campestris* в локусе S закодировано 3 белка. Два из них синтезируются только в рыльце пестика. Это мембраносвязанный S рецептор-киназа и секретируемый гликопротеин, стабилизирующий взаимодействие S рецептора и его лиганда. Лигандом для S рецептора

является третий белок локуса S, который находится в оболочке пыльцы. Гены локуса S представлены многочисленными аллелями, совпадение которых у пыльцы и рыльца приводит к отторжению пыльцы. G. Suzuki утверждает, что впервые обнаружил мужской белковый детерминант самонесовместимости. Он предполагает, что самонесовместимость достигается включением каскада фосфорилирования белков, так как S рецептор — это мембранная киназа, которая автофосфорилируется при взаимодействии со своим лигандом.

Woosuk Jung (W. Jung, O. Yu, J. Odell, G. Fader, B. McGonigle. Identification and expression of Isoflavone Synthase, the key enzyme for biosynthesis of isoflavones in legumes) (США) сообщил о результатах работ по регуляции биосинтеза изофлавонов, которые важны для взаимодействия бобовых растений с патогенными и клубеньковыми бактериями. Из них синтезируются обладающие антимикробной активностью фитоалексины. У *Glycine max* авторы клонировали гены изофлавонсинтазы — цитохром P_{450}-зависимой монооксигеназы, локализованной в мембранах эндоплазматической сети. Растения *A. thaliana*, трансформированные генами изофлавонсинтазы, приобретали способность синтезировать изофлавоны. W. Jung уверен, что, наделяя растения способностью синтезировать изофлавоны, можно повысить их устойчивость к патогенным микроорганизмам.

Симпозиум продемонстрировал торжество генетических методов в исследовании свойств и функций белков растений. Несмотря на тематическое разнообразие, 18-й ботанический симпозиум в Южной Корее в буквальном смысле слова явился «непринужденной беседой за дружеским столом». Эту атмосферу согласия создали хозяева симпозиума. Среди них были такие обаятельные люди, как председатель оргкомитета проф. **Kwang-Soo Roh** и президент Ботанического общества проф. **Kwang-Woong Lee**, благодаря которым я провела в Южной Корее несколько счастливых дней.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал 2001. Т. 86. № 10)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

О КОНКУРСЕ НА СОИСКАНИЕ ПРЕМИИ ИМ. В. Л. КОМАРОВА В 2002 ГОДУ

Российская академия наук объявляет конкурс на соискание премии им. В. Л. Комарова за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — **до 13 июля 2002 года**.

Премия присуждается за отдельные лучшие научные работы, а также серии научных работ по единой тематике. Могут быть представлены работы отдельных авторов. При представлении коллективных работ выдвигаются лишь ведущие авторы, причем не более 3 человек. Права на выдвижение кандидатов на премию предоставляются:

а) академикам и членам-корреспондентам Российской академии наук;

б) научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

в) научным советам Российской академии наук и других ведомств по важнейшим проблемам науки;

г) научным обществам.

Организации или отдельные лица, выдвинувшие кандидата на соискание премии, обязаны не позднее чем за 3 месяца до даты присуждения премии (а лучше раньше!) представить в Российскую академию наук (117901 ГСП, Москва В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии им. В. Л. Комарова» следующие материалы:

а) мотивированное представление, включающее в себя научную характеристику работы, ее значение для науки и народного хозяйства;

б) опубликованную работу (или серию работ) в 3 экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, ранее удостоенные государственных премий, а также именных государственных премий на соискание премии им. В. Л. Комарова, не принимаются.

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I-м полугодии 2002 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась во II полугодии 2001 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2002» (т. 1) в отделениях связи и по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики перечисленных выше организаций для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство подписки и розницы» (АПР).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек **академических организаций** (БАН, БЕН, ИНИОН) могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2002 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АПР при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

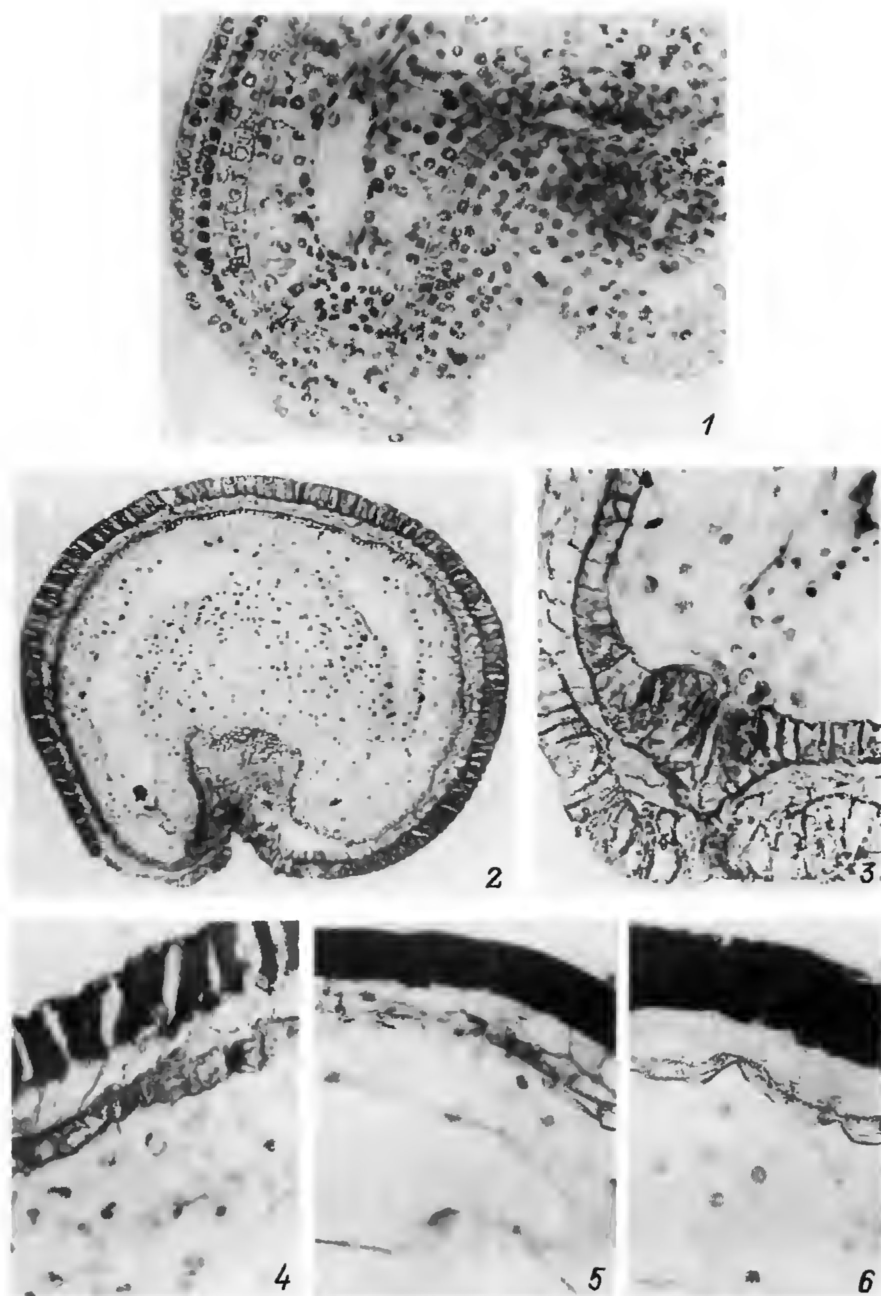


Таблица. Семязачаток и семя *Hablitzia tamnoides*.

1 — фрагмент семязачатка со сформированным зародышевым мешком; *2* — развивающееся семя, стадия булавовидного зародыша; *3—6* — фрагменты семенной кожуры на разных стадиях развития семени: *3* — в области микропиле на стадии булавовидного зародыша; *4* — на стадии шаровидного зародыша; *5* — на стадии сердечка; *6* — на стадии торпеды.

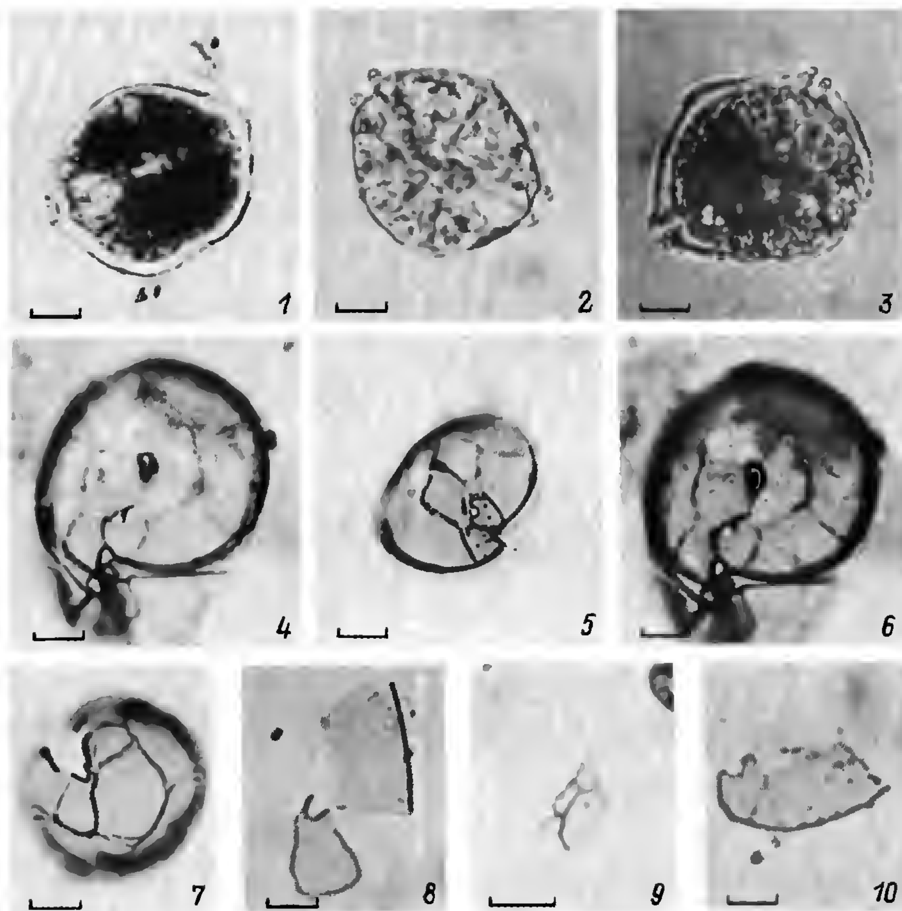


Таблица. *Alexandrium pseudogonyaulax.*

1—3 — общий вид клетки *A. pseudogonyaulax*: *1* — со спинной стороны, *2* — с брюшной стороны, *3* — с правого бока; *4—6* — строение эпитеки: *4* — показана брюшная пора, пластинки 1′, 6″ и S. a., *5* — пластинки 1′ и 6″, *6* — поровая пластинка (Po); *7* — строение гипотеки, пластинки S. p., 1⁗ и 2⁗; *8* — пластинки S. p. и 5‴; *9* — фрагмент строения борозды: пластинки S. s. a, S. m. a., S. m. p. и S. s. p.; *10* — пластинки 1′ и 1″. Масштабная линейка — 10 мкм.

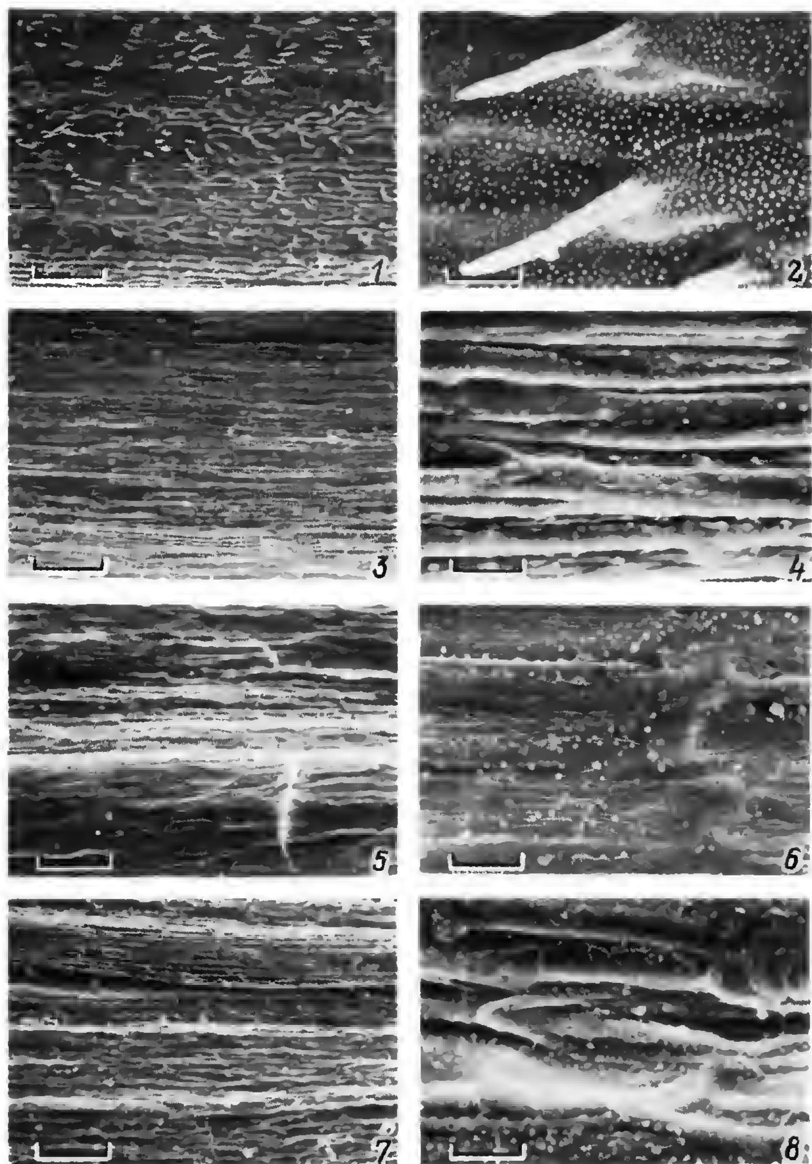
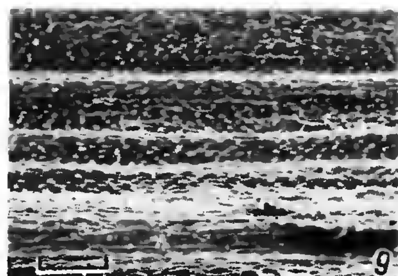
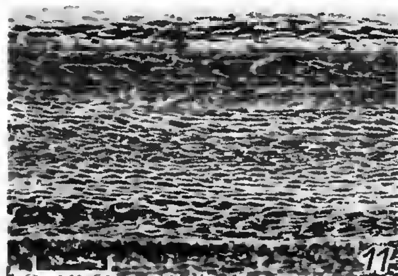


Таблица. Скульптура поверхности семянки видов *Prenanthes*.

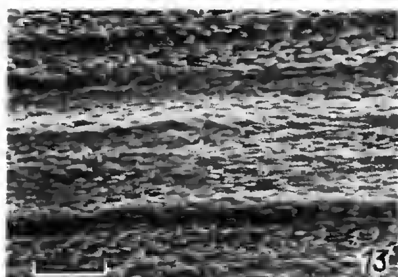
1, 2 — P. petiolata; 3, 4 — P. purpurea; 5, 6 — P. abietina; 7, 8 — P. blinii; 9, 10 — P. tatarinovii; 11, 12 — P. serpentaria; 13, 14 — P. acerifolia; 15, 16 — P. alba; 17, 18 — P. aspera; 19–21 — P. crepidinea; 22 — P. abietina. Масштабная линейка: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 — 50 мкм; *2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20* — 5 мкм; *21* — 1 мкм; *22* — 13 мкм.



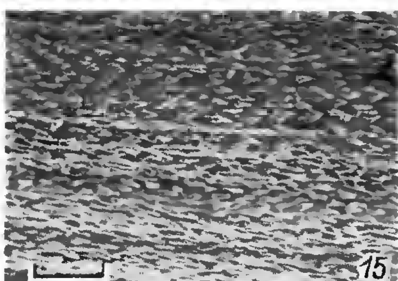


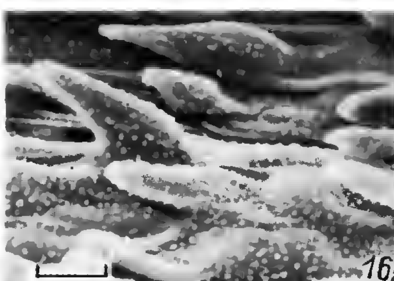




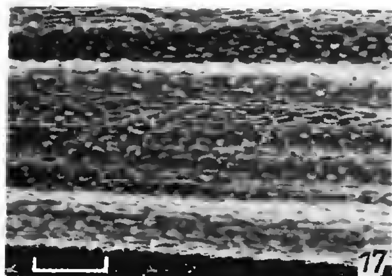


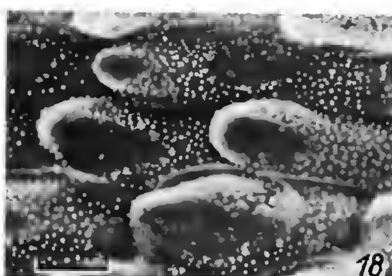


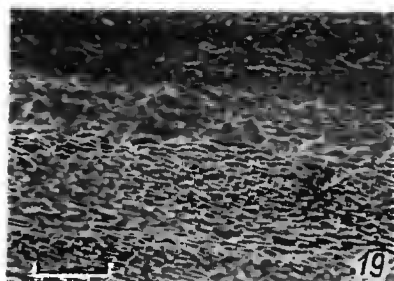




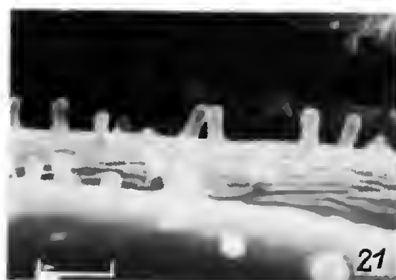
Продолжение таблицы.

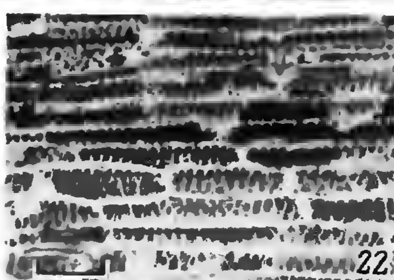












Продолжение таблицы.

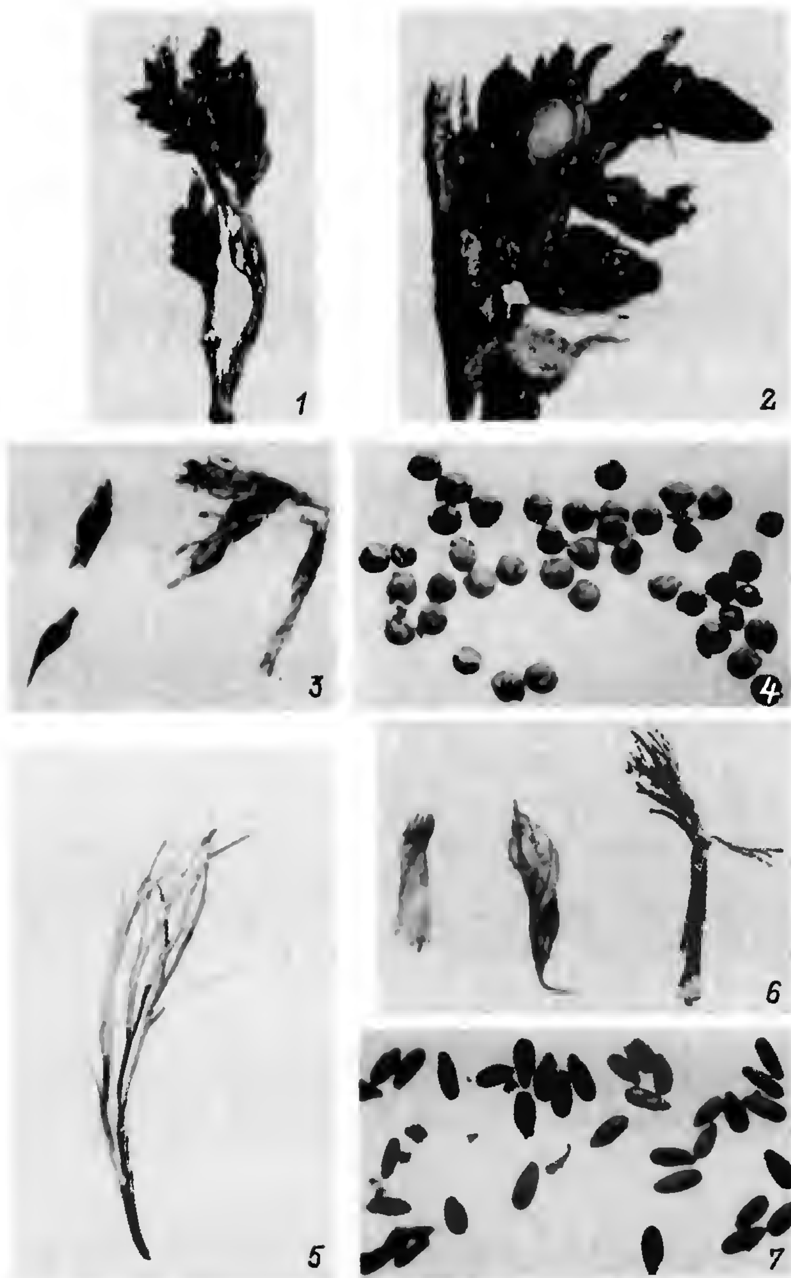


Таблица.

1 — ***Carex ensifolia*** (верхняя часть соцветия), × 3.5; *2* — ***C. brunnescens*** (часть соцветия), × 10; *3* — ***C. iljinii*** (мешочки и часть соцветия), × 4.5; *4* — ***Chenopodium prostratum*** subsp. ***karoi*** (семена), × 4.5; *5* — ***Potamogeton vaginatus***; *6* — ***Ziziphora clinopodioides*** (чашечка, прицветный лист, верхняя часть генеративного побега без цветков), × 3.5; *7* — ***Ziziphora clinopodioides*** (плоды), × 5.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 10) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 10) Стр.